MEDEDEELINGEN

VAN DE

LANDBOUWHOOGESCHOOL

EN VAN DE DAARAAN VERBONDEN INSTITUTEN,

ONDER REDACTIE VAN

DEN SENAAT

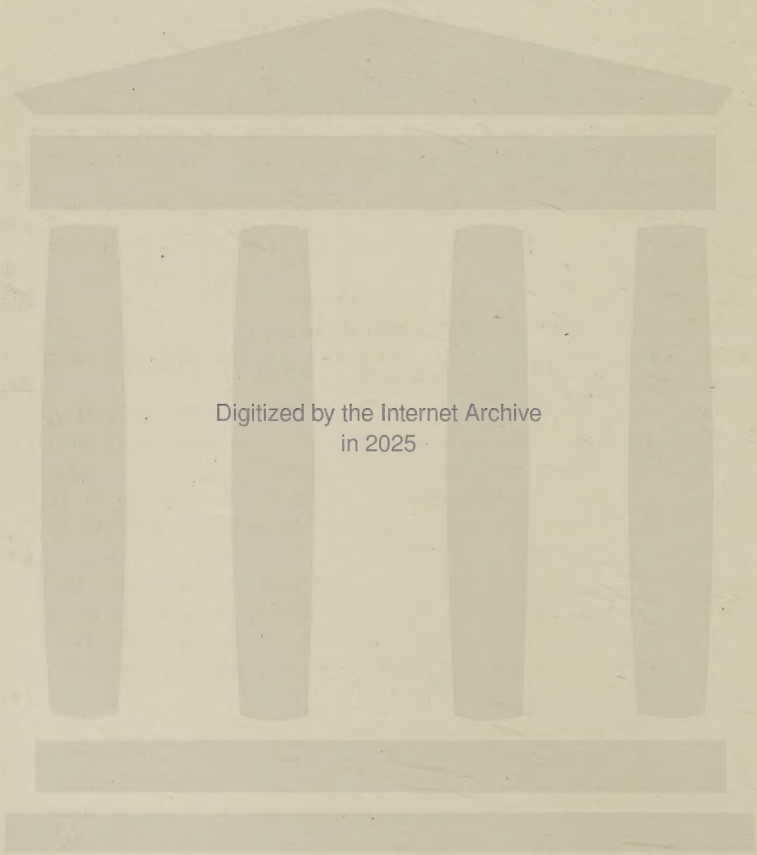
DEZER INRICHTING.

SECRETARIS DER REDACTIE:

PROF. DR. J. RITZEMA BOS.

DEEL XV.

H. VEENMAN — WAGENINGEN — 1919.



Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/mededelingen-landbouwhogeschool-wageningen_1919_15_1

INHOUD.

Blz.

Uit het Instituut voor phytopathologie:

H. A. A. VAN DER LEK. Onderzoekingen over Tracheomycosen (De verticilliose van de komkommer) 1

Ir. M. W. POLAK W.I. Een verbetering van het graantransport in graanmalerijen 59

Uit het Instituut voor Phytopathologie:

J. RITZEMA BOS. Insektenschade in het voorjaar 1918. 68

T. A. C. SCHOEVERS. Vreemde lichaampjes in zieke spinaziewortels 75

T. A. C. SCHOEVERS. Proeven met eenige chemicaliën ter bestrijding van het wortelaaltje, II 85

Uit het Laboratorium voor Plantenphysiologie:

A. H. BLAAUW. Licht und Wachstum III (Die Erklärung des Phototropismus) 89

A. H. BLAAUW. Beginsel en stof tot onderzoek 205

Uit het Instituut voor Phytopathologie:

J. RITZEMA BOS. Bijdrage tot de kennis van de werking der Bordeauxsche pap op de aardappelplant 220

Referaten: S. C. J. OLIVIER. Autoreferaat van een verhandeling in het Tijdschrift „Recueil des travaux chimiques des Pays-Bas et de la Belgique", deel 37, pag. 205—240 (1918), getiteld: „Sur le mécanisme de la formation de la benzophénone d'après Friedel et Crafts". 236

S. C. J. OLIVIER. Autoreferaat van een verhandeling in het tijdschrift „Recueil des travaux chimiques des Pays-Bas et de la Belgique", deel 37, pag. 241—244 (1918), getiteld: „Sur une réaction des composés aromatiques nitrés". 236

S. J. C. OLIVIER. Autoreferaat van een verhandeling in het Tijdschrift „Récueil des travaux chimiques des Pays-Bas et de la Belgique", deel 37, pag. 307—314 (1918), getiteld: „Sur l'acide chlorobenzène disulfonique symétrique et quelques-uns de ses dérivés" 237

L. S.

Het bestuur der *Nederlandsche Phytopathologische (plantenziektenkundige) vereeniging* richt zich tot U met het beleefde verzoek propaganda te willen maken voor het werk der vereeniging, hetgeen o.a. bestaat in het doen houden van lezingen op Phytopathologisch gebied en in het uitgeven van het *Tijdschrift over Plantenziekten.*

Nog meer dan tot nu toe het geval was, zal het bestuur trachten het Tijdschrift dienstbaar te maken aan de praktijk, en zal het voortgaan de Phytopathologische wetenschap te dienen door het publiceeren van de nieuwste onderzoekingen.

Om het eerste beter te bereiken, is sedert eenigen tijd begonnen met het uitgeven van een bijblad, waarin geregeld praktische wenken worden opgenomen.

Van groot belang acht het bestuur de propaganda der Rijks land- en tuinbouwleeraren onder de hoofden van land- en tuinbouwwintercursussen, en daarom zou het gaarne zien dat op de vergaderingen met hoofden der cursussen, welke gewoonlijk in Mei worden gehouden, aangedrongen werd op het abonneeren op het Tijdschrift of op het opgeven als lid, ten bate van en voor rekening der cursussen.

Het Tijdschrift kost in den boekhandel f 2.50 per jaar en het lidmaatschap der Nederl. Phyt. Vereen. f 2.—. De leden ontvangen het tijdschrift gratis.

Wij vertrouwen op uw steun te mogen rekenen bij het aanwenden onzer pogingen, om het nut van de beoefening der phytopathologie in ruimer kring bekend te maken. Juist in deze jaren van voedsel- en grondstoffengebrek is het nog meer dan vroeger noodig, dat getracht worde het vernielen van gewassen door parasieten en schadelijke dieren op alle mogelijke wijzen tegen te gaan.

Daar de uitgave van het Tijdschrift, tengevolge van de hooge prijzen van papier en cliché's en ten gevolge van

de hooge drukloonen, tegenwoordig een groote som kost, en de leden het Tijdschrift ongeveer tegen den kostenden prijs of zelfs voor iets minder ontvangen, is ook de toetreding van meer *donateurs* ten zeerste gewenscht. Uitbreiding van het Tijdschrift en vermeerdering van het aantal platen is alleen mogelijk wanneer het aantal donateurs toeneemt.

Voor toetreding als lid of als donateur meldt men zich aan bij den Heer Dr. H. J. Calkoen, Penningmeester der Nederlandsche phytopathologische vereeniging te Haarlem, Leidsche Vaart No. 86. Donateurs betalen per jaar eene bijdrage van minstens f 5.—.

Het Bestuur der Ned. Phyt. Vereen.
Prof. Dr. J. Ritzema Bos, *Voorzitter.*
Dr. H. W. Heinsius, *Secretaris.*

ONDERZOEKINGEN OVER TRACHEOMYCOSEN:

DE VERTICILLIOSE VAN DEN KOMKOMMER

DOOR

H. A. A. VAN DER LEK,

MYCOLOOG AAN HET INSTITUUT VOOR PHYTOPATHOLOGIE.

I.

INLEIDING.

Met den naam „Verticilliose" duidt men een ziekte aan, die door zwammen veroorzaakt wordt, behoorend tot het geslacht *Verticillium*, in de eerste plaats *Verticillium alboatrum*. Deze ziekte zetelt hoofdzakelijk in de houtvaten, in die organen derhalve, wier functie het is het door de wortels opgenomen water met de daarin opgeloste voedingszouten omhoog en naar de bladeren te voeren.

In hoofdzaak analoge ziekteverschijnselen worden ook door andere zwammen, *Fusarium*-soorten, teweeggebracht. Men neemt gewoonlijk aan, dat de belangrijkste stoornis, die deze parasieten veroorzaken, hierin bestaat, dat zij door hun woekering de houtvaten verstoppen; hierdoor zou de opwaartsche sapstroom belemmerd worden en de plant dus feitelijk te gronde gaan door watergebrek. Men spreekt daarom van „verwelkingsziekte" (Welkekrankheiten, wilt diseases).

Het komt me voor, dat deze beschouwing niet juist is; m.i. verdient het dan ook de voorkeur van „tracheomycosen" (QUANJER) of „hadromycosen" (PETHYBRIDGE) te spreken, waarbij men geheel in het midden laat, welke de gevolgen zijn van deze zwamwoekering in de houtvaten.

Merkwaardigerwijze is er een krachtige stoot gegeven

aan de studie van deze tracheomycosen, door het onderzoek van een ziekte, waarbij zwammen in het geheel geen rol spelen, de z.g. bladrolziekte, (beter phloeemnecrose) van de aardappelplant.

Oppervlakkige overeenkomst in de uitwendige symptomen is de oorzaak geweest, dat er op dit gebied langen tijd veel verwarring geheerscht heeft.

Het heeft geruimen tijd geduurd, voordat — vooral tengevolge van onderzoekingen hier te lande en in N.-Amerika verricht — de phloeemnecrose, als een afzonderlijk ziektetype werd erkend, geheel afwijkend van de andere ziekten, waarbij krulling of rolling der bladeren optrad (de tracheomycosen).

In het bijzonder heeft hier de theorie van „das pilzlose Folgestadium" remmend gewerkt. Volgens deze theorie, (die gewoonlijk aan APPEL wordt toegeschreven, maar die men in zijn oorsprong reeds bij REINKE en BERTHOLD en zelfs bij HALLIER kan aantreffen) zou men bij de „krulziekte" of „bladrolziekte" der aardappelplant twee phasen kunnen onderscheiden: A, die, waarbij men in de vaten der plant zwammen aantreft; in een deel van de knollen dezer planten dringt de zwam niet door, maar toch zijn ook dezen niet gezond, zij geven planten der tweede phase: B, waarin geen zwam aanwezig is, maar die niettemin krulziek worden; de „nakomelingen" dezer planten blijven allen ditzelfde aparasitaire ziektebeeld vertoonen. Deze theorie, die reeds op het eerste gezicht eenigszins zonderling aandoet, heeft niettemin een taai leven gehad; zelfs SPIECKERMANN (1910) zegt zeer positief, waar hij het heeft over de aardappel-verticilliose: „ook die knollen, afkomstig van een zieke plant, waarin de zwam *niet* doordringt, leveren geen gezonde planten op, planten uit zulke knollen zien er ziekelijk uit en rollen." Thans echter heeft deze theorie wel geheel afgedaan; voor de verticilliose althans, nauwkeurig bestudeerd door PETHYBRIDGE (1916), geldt ongetwijfeld: „knollen die niet door mycelium geinfecteerd worden, geven volkomen gezonde planten, al was de moederplant ook nog zoo ziek."

Indien dus ook het juiste inzicht in het wezen der phloeemnecrose vertraagd is door deze beschouwingen, de studie der tracheomycosen, is er — juist door de groote

oeconomische beteekenis van de phloeemnecrose — ongetwijfeld door bevorderd.

Reeds van den aanvang af zien we de studie der verticilliosen aan het onderzoek der „Kräuselkrankheit" gekoppeld. In 1879 publiceerden REINKE en BERTHOLD een onderzoek („Die Kräuselkrankheit der Kartoffel") naar de oorzaken der „krulziekte", wat de basis is geworden van onze kennis der aardappel-verticilliose. Wij vinden hierin *Verticillium alboatrum* vrij nauwkeurig beschreven en voorts een aantal goede waarnemingen betreffende het gedrag van de zwam t.o. van de aardappelplant. Aan den anderen kant bevat deze verhandeling echter verschillende onjuistheden, die wel grootendeels dááraan geweten moeten worden, dat er niet met reinculturen gewerkt is. Dit onderzoek schijnt weinig opgemerkt te zijn en is langen tijd op zichzelf blijven staan. In de gebruikelijke hand- en leerboeken van phytopathologie vindt men dan ook *Verticillium* niet of slechts terloops vermeld. De aandacht heeft zich veel meer gericht op de fusariosen; vooral met de mycologische zijde daarvan heeft men zich intensief bezig gehouden, zoodat het „geslacht" *Fusarium* tot de best bestudeerde behoort. Uitvoerige monographieën (WOLLENWEBER, SHERBAKOFF) zijn er van verschenen.

Eerst na 1900 gaat men zich in Duitschland weer met *Verticillium* bezig houden en sedert komen telkens, zoo wel uit N.-Amerika als uit Europa berichten over verticilliosen. In 1913 vestigde ORTON op de vijfde jaarvergadering van de „American Phytopathological Society" de aandacht op de groote beteekenis ervan. ORTON kon toen reeds verscheidene planten noemen, die er door aangetast werden: in Amerika, behalve de aardappelplant ook de z.g. eierplant *(Solanum melongena)*, en de okra *(Hibiscus esculentus)*, in Europa voorts de Dahlia. Sedert dien is het aantal nog vermeerderd; de bewerking van het geslacht *Verticillium* is echter nog verre achtergebleven bij die van *Fusarium*. Zoowel voor fusariosen als voor verticilliosen geldt, dat de studie van de ziekteverschijnselen zelf zéér is verwaarloosd. Zelfs een nauwkeurige uitwendige symptomatiek is zelden te vinden en nog minder is men in de pathologische anatomie en physiologie doorgedrongen. Alleen het onderzoek van KLEBAHN (1913), over de Dahlia-verti-

cilliose heeft hieromtrent een en ander aan het licht gebracht, terwijl, wat de fusariosen betreft, de kleine verhandeling van HARTER en FIELD (1914) goede waarnemingen betreffende het eigenlijke ziekteproces bevat.

De aanleiding er toe, dat ik mij met de studie der verticilliosen ben gaan bezighouden, gaf het volgende:

Bij de studie van ziekten van houtgewassen, in het bijzonder van kersenboomen, stootte ik herhaaldelijk op *Verticillium*. Meer en meer heeft zich bij mij de overtuiging gevestigd, dat dit geslacht niet alleen t.o. van verschillende kruiden en vaste planten, doch ook van houtgewassen van groote pathogene beteekenis moet wezen. Wel is waar is hier van zoo goed als niets in de literatuur vermeld. Het eenige wat ik heb kunnen vinden is de uitlating van ORTON (1914), dat „WOLLENWEBER nas found a root disease of seedling maples in a nursery in Schleswig-Holstein to be associated with *Verticillium*" en voorts een korte notitie van ADERHOLD (1907), die *Verticillium* vermeldt als de vermoedelijke oorzaak van een ziekte („trombose") der kruis- en aalbessen. Hierbij dient men echter eenige dingen in het oog te houden. In de eerste plaats verschilt de geheele organisatie der houtgewassen zéér van die der éénjarige planten en het is dan ook begrijpelijk, dat we hier een ziektebeeld moeten verkrijgen, geheel afwijkend van dat wat optreedt bij de kruiden. Wat zich bij de laatste uit als een betrekkelijk snel verloopend proces, gepaard gaande met verschijnselen, die doen denken aan verwelking, kan bij een boom zich voordoen als een langzaam kwijnen, gepaard b.v. met een achtereenvolgens afsterven van takken. In de tweede plaats brengt juist dit langzamere verloop en de grootere samengesteldheid in den bouw eigenaardige moeilijkheden mede voor het onderzoek, die nog vermeerderen, wanneer er ook kunstmatige complicaties, voortvloeiend uit de cultuur, bijkomen, (herhaaldelijk overplanten, snoeien, afenten en d.g.). Ook de technische moeilijkheden: verschaffen van onderzoekingsmateriaal in verschillende phasen, infectieproeven, microscopisch onderzoek enz. zijn hier aanmerkelijk grooter. Het behoeft dan ook geen verwondering te baren, dat over het geheel goed onderzochte, scherp omlijnde en door talrijke infectieproeven vastgestelde ziekten bij de

houtgewassen in veel geringer getal beschreven zijn en men alles samengenomen eigenlijk wel zeggen kan, dat de studie der boomziekten sedert ROBERT HARTIG slechts geringe vorderingen gemaakt heeft.

Onderzoekingen van boomziekten zullen uit den aard der zaak dikwijls zich over een reeks van jaren moeten uitstrekken; in vele gevallen, zooals bij kersenboomen, dient men de geheele cultuur te bestudeeren wil men den oorsprong van het kwaad opsporen. Infectieproeven met dit materiaal kunnen verscheidene jaren duren, alvorens men volkomen zekere resultaten kan boeken. Hetgeen er tot nog toe in deze richting hier gedaan is, is dan ook nog niet rijp voor publicatie.

Intusschen kwamen mij gedurende den loop van dit onderzoek andere gevallen van verticilliose in handen, die nog niet bekend waren, en die mij noopten ook in deze richting het onderzoek uit te breiden, temeer, omdat zij een welkome gelegenheid boden de verticilliose der kruidachtige planten aan een nauwkeurig onderzoek te onderwerpen; dit gaf aanleiding tot de bestudeering der Cucurbitaceeën-verticilliose. De aardappelplant werd slechts in zóóver in het onderzoek betrokken als noodzakelijk was voor wederkeerige infectieproeven en voor vergelijking der ziekteverschijnselen.

De hoofdinhoud dezer verhandeling wordt derhalve gevormd door de waarnemingen, die betrekking hebben op de verticilliose der Cucurbitaceeën, speciaal van den komkommer. Eenige opmerkingen betreffende de literatuur over het onderwerp en over de parasiet zelve laat ik voorafgaan, terwijl ik tot slot een voorloopige beschouwing over den aard der ziekte en de bestrijdingsmogelijkheden wil geven.

II.

EENIGE OPMERKINGEN OVER DE LITERATUUR.

Het is niet mijn bedoeling hier een volledig overzicht te geven van de literatuur over de verticilliosen, slechts enkele opmerkingen bij de chronologische lijst aan het eind van dit artikel. In deze lijst zijn de publicaties opgenomen, die betrekking hebben op *Verticillium alboatrum* (incl. de zeer

nauw verwante *Verticillium Dahliae*), en de daardoor veroorzaakte tracheomycosen.

De talrijke saprophytische soorten, die beschreven zijn blijven hier geheel buiten beschouwing. Wel echter heb ik eenige verhandelingen vermeld, die betrekking hebben op *Acrostalagmus*-soorten. KLEBAHN (1913) wijst er op, dat de onderscheiding tusschen *Acrostalagmus* en *Verticillium* niet is vol te houden, en dat het noodzakelijk is *Acrostalagmus* weer in het (oudere) geslacht *Verticillium* te doen opgaan, iets waarop reeds REINKE en BERTHOLD gewezen hebben. Ik sluit mij hierin geheel bij KLEBAHN aan en heb daarom ook die publicaties opgenomen, waarin door *Acrostalagmus spec.* veroorzaakte ziekten behandeld worden, althans wanneer met voldoende zekerheid blijkt, dat we daarbij met ziekten van ditzelfde type — met tracheomycosen derhalve — te doen hebben. Inderdaad, ieder, die b.v. de afbeeldingen van *Acrostalagmus Vilmorinii* in het artikel van GUÉGUEN (1906, over een ziekte van *Callistephus Sinensis)* beschouwt en deze vergelijkt met die van *Verticillium* bij KLEBAHN, moet getroffen worden door de groote overeenkomst, die er tusschen beide bestaat; ook is de door GUÉGUEN beschreven ziekte ongetwijfeld een „verwelkingsziekte":

„Sous l'influence de cette affection, les plants fleuris se flétrissaient et se dépouillaient de leurs feuilles; les capitules, à leur tour, ne tardaient pas à jaunir, et toute la plante séchait sur pied, l'écorce de la tige prenant une teinte noirâtre . . . ."

Hetzelfde geldt wel voor de ziekte van *Panax quinquefolium* („ginseng"), door VAN HOOK (1904) en RANKIN (1910) onderzocht en aan *Acrostalagmus albus* toegeschreven; ook hier hebben we met een typische tracheomycose te doen.

Het meerendeel van de vermelde publicaties heeft betrekking op de aardappelverticilliose.

Het pathogene karakter van de zwam werd door REINKE en BERTHOLD (1879) reeds vastgesteld door middel van infectieproeven met conidiën. Wel is waar namen zij deze niet van reinculturen, doch direct van zieke planten.

Daar echter aan verticilliose lijdende en afstervende planten zich rijkelijk met een oogenschijnlijk zeer zuivere laag van conidiëndragers bedekken en de aanwezige saprophytensporen naar alle waarschijnlijkheid geen rol gespeeld hebben,

mag men aan deze proeven eenige bewijskracht niet ontzeggen, te meer waar de geïnfecteerde planten een ziektebeeld gaven en een mycelium bevatten, volkomen identiek met de spontaan ziek geworden planten. R. en B. brachten de conidiën in kleine overlangsche insnijdingen in den stengel en namen waar, dat de infectie alleen dan gelukte, wanneer de insnijding een vaatbundel trof. In het parenchym waren de conidiën wel gekiemd, en er was begin van ontwikkeling ten koste van de aangesneden cellen; de dieper liggende weefsels waren echter door de vorming van wondkurk beschermd. Ook trachtten zij na te gaan, hoe de infectie in de natuur tot stand komt; hiertoe werden eenige knollen in sterk met conidiën geïnfecteerden grond geplant. Na eenigen tijd bleek, dat talrijke wortels gebruind waren en doorgroeid met mycelium. Ook trachtten zij het indringen van de zwam in de wortels onmiddellijk waar te nemen; zij concludeeren, dat de zwam door de onbeschadigde epidermis direct in den wortel kan binnendringen, deze waarnemingen zijn echter zeer onvolledig en weinig overtuigend.

Eerst dertig jaar later zijn deze proeven weder opgenomen en met reinculturen herhaald. Men heeft zich echter bepaald tot stengelinfectie in kunstmatige verwondingen; het onderzoek van de natuurlijke infectie is nog niet voortgezet.

Spieckermann (1910) heeft stengelinfecties met mycelium verricht met positief resultaat; hij merkt hierbij op, dat er een groot verschil bestaat in vatbaarheid tusschen verschillende rassen, en voorts dat bij stengelinfecties de zwam slechts zelden in de knollen doordringt. Hij legt er den nadruk op, dat de oeconomische beteekenis der verticilliose vooral niet onderschat moet worden.

Wollenweber en Schlumberger (1911) spuiten knollen (voor 't uitpoten), stengels en wortels in met conidiën — echter zonder positief resultaat.

Miss Dale (1912) schrijft „blindheid" van aardappelknollen toe aan *Verticillium alboatrum* en beweert de zwam uit zandgrond te hebben geïsoleerd: het is in beide gevallen zeer twijfelachtig of ze inderdaad dit organisme in handen had.

Wollenweber (1913) vermeldt infectieproeven op aardappelplanten, met positief resultaat en noemt voorts *Solanum melongena* en *Hibiscus esculentus* als voedsterplanten van de zwam.

Orton (1914) vermeldt het voorkomen van de zwam in de Noordelijke Staten der U. S. Hij spreekt het vermoeden uit, dat zij met poters uit Europa is binnengebracht. Het zijn vooral twee uit Engeland geïmporteerde variëteiten, die er sterk van te lijden hebben. Ook in Engeland heeft Orton de zwam waargenomen. In de vermelde verhandeling wordt een korte karakteristiek gegeven van verschillende aardappelziekten, waarvan de uitwendige symptomen veel op elkaar gelijken (bladrol, verschillende tracheomycosen enz.).

Pethybridge (1916) heeft een uitgebreid onderzoek naar de aardappelverticilliose ingesteld; stengelinfecties met mycelium der reinculturen gaven positief resultaat. In het bijzonder heeft hij ook de localisatie van de zwam in de knollen nagegaan en aangetoond, dat deze in den regel gedurende den winter in de geïnfecteerde knollen langzaam verder groeit door de houtvaten, van het naveleind in de richting van den neus.

De publicaties, die over *Acrostalagmus*-soorten en daaraan toegeschreven ziekten handelen, zijn reeds vermeld. Ook Klebahn's (1913) studie der Dahlia-verticilliose werd reeds genoemd. Zij is belangrijk, omdat de schrijver verder doordringt in de pathologische anatomie en physiologie dan gewoonlijk het geval is. De parasiet, *Verticillium Dahliae* Kleb., is blijkbaar zeer nauw verwant aan *V. alboatrum*. Klebahn isoleerde de zwam en deed eenige infectieproeven met positieven uitslag. Er zijn kleine verschilpunten, vooral in den bouw der „Dauermycelien": *Verticillium Dahliae* vormt lichaampjes, bestaande uit ongeveer isodiametrische, rondachtige cellen, met verdikte, donkergekleurde wanden, die men sclerotiën zou kunnen noemen. In de culturen in petrischalen (op salepagar) treden ze min of meer duidelijk in zônen op. Bij *Vert. alboatrum* treden in de culturen onregelmatig zwartachtige plekken op, toe te schrijven aan donker gekleurde, verdikte, weinig vertakte hyphen, „sclerotiumachtige vormingen" zooals reeds Reinke en Berthold ook in de aardappelplant waarnamen.

Tijdens de uitvoering van dit onderzoek was er nog niets bekend van verticilliose bij Cucurbitaceeën. Gedurende het gereedmaken van het manuscript kwam mij in handen: Arnaud (1915); deze vermeldt zeer in 't kort, dat hij bij zieke meloenen een mycelium en kleine sclerotiën heeft

waargenomen (beschreven onder den naam van *Stearophora radicicola)*. De afbeelding (fig. 9, p. 283) doet vermoeden, dat hij met verticilliose te doen had. Trouwens de auteur zelf brengt de parasiet in verband met de door GUÉGUEN beschreven *Acrostalagmus Vilmorinii.*

LINDFORS (1917) heeft in Zweden verticilliose bij komkommers waargenomen; hij doet eenige geslaagde infectieproeven en identificeert de zwam met *Verticillium alboatrum* van de aardappelplant.

III.

VERTICILLIUM ALBOATRUM.

Over de parasiet zelve slechts enkele opmerkingen:

Een vrij nauwkeurige beschrijving van het organisme is bij REINKE en BERTHOLD te vinden; verder raadplege men ook KLEBAHN (1913). Een uitvoerige monographie van deze en verwante soorten, waar ook de culturelle kenmerken vermeld worden, ontbreekt echter nog.

Verticillium alboatrum is naar alle waarschijnlijkheid een bodemschimmel. Miss DALE (1912) beweert haar uit zandgrond te hebben geisoleerd, haar onvolledige beschrijving en de povere figuurtjes geven echter weinig zekerheid of zij inderdaad *V. alboatrum* in handen heeft gehad. PETHYBRIDGE (1916) betwijfelt of zij werkelijk dit organisme gevonden heeft, vooral op grond dáárvan, dat de zwam volgens haar opgave in de reinculturen zuiver wit was. Hij acht het noodzakelijk, dat dit door infectieproeven wordt vastgesteld. Intusschen zouden m.i. negatieve resultaten nog weinig er tegen bewijzen. PETHYBRIDGE heeft medegedeeld, dat bij voortgezette reincultuur het uiterlijk voorkomen der zwam verandert en mijne waarnemingen bevestigen dit: er treden minder donker gekleurde hyphen op in het substraat, waardoor de culturen witter worden. Evenzeer is het mogelijk, dat ook door langdurige saprophytische ontwikkeling de physiologische eigenschappen zich wijzigen, met name de virulentie vermindert. Bij de infectieproeven gebruikte ik voor een deel culturen, die reeds meer dan

een jaar voortgekweekt waren, (zie bldz. 14); hierbij was van een afneming der virulentie nog niets te bemerken. Dit is echter nog slechts een kort tijdsverloop; ik acht het waarschijnlijk, dat de zwam, die zeer verspreid schijnt te zijn in den bodem, vaak in veel minder virulente vormen voorkomt. Of er bepaalde omstandigheden zijn, die een parasitisch optreden van de zwam bevorderen, is onbekend; evenmin weet men nog hoe de infectie plaats vindt. Het is wel waarschijnlijk, dat ook intacte wortels er door aangetast kunnen worden. Dit is zeker, dat ze in het bijzonder in enge relatie is gekomen met de aardappelplant. De verhouding is hier vaak die van een zeer goedaardig parasitisme (bijna van een cyclische symbiose). In vele gevallen neemt de zwamwoekering eerst tegen den tijd van het normale afsterven groote afmetingen aan; de parasiet kan in de knollen doordringen zonder deze zeer te schaden, overwintert er, en groeit van uit den knol weer in de nieuwe stengels over. In andere gevallen echter treedt ze veel verderfelijker op, richt de planten vroeger ten gronde en doet de opbrengst aanzienlijk verminderen. Het is duidelijk, dat zich juist in de vegetatieve vermeerdering der aardappelplant door middel van knollen een mogelijkheid voor de zwam moet openen om zich geheel van het saprophytische leven in den bodem los te maken. Weliswaar vormt zij in de bovenaardsche plant sclerotiumachtige rustmyceliën, die bij het afsterven van het loof weer in de bodem terecht komen en daar onder gunstige omstandigheden zich weer kunnen ontwikkelen; doch tevens dringt zij in de knollen door en juist doordat zij deze vaak slechts weinig schade doet, blijft ze over talrijke „generaties" aan de voedsterplant gebonden. Een dergelijke ontwikkeling kan ook wellicht *Verticillium Dahliae* doorloopen; in het door KLEBAHN waargenomen geval scheen echter het ziekteproces vrij snel en heftig te verloopen. In andere gevallen, bijv. bij de eierplant en den komkommer moet de parasiet telkens opnieuw vanuit den bodem de plant aantasten en keert ook bij het afsterven van de voedsterplant geheel daar in terug.

Is de zwam eenmaal in de wortels binnengedrongen, dan groeit ze in de houtvaten omhoog; de hyphen verloopen in hoofdzaak volgens de lengterichting. In dit

stadium is ze tot de houtvaten beperkt, in de levende elementen dringt ze niet door. KLEBAHN wijst er op, dat we hier met een eigenaardigen vorm van parasitisme te doen hebben. „De zwam leeft als 't ware als saprophyt binnen in de plant." Het is echter nog niet opgehelderd, hoe ze zich in dit stadium voedt. Anorganisch voedsel vindt ze allicht in voldoende hoeveelheid, doch organisch? KLEBAHN zocht te vergeefs naar glucose in de houtvaten en oppert het denkbeeld of er hier wellicht inuline aanwezig zou zijn. Mijns inziens mag men echter de zwam ook in dit eerste stadium niet zonder meer als saprophyt beschouwen; reeds het feit op zich zelf, dat zij in een gezonde, levenskrachtige plant binnendringt pleit hiertegen. Ook is het duidelijk, dat ze sterk inwerkt op de — zij 't dan ook doode — elementen der vaatbundels: de geelbruine verkleuring, die men steeds waarneemt, het doorboren van de wanden en (vooral bij de komkommers) een abnormaal sterke thyllenvorming, wijzen er op, dat de zwam in dit stadium stoffen afscheidt, die de wanden der vaten aantasten, wellicht verschaft ze zich zoo organisch voedsel; ook is het mogelijk, dat er protoplasmaresten aanwezig zijn, die zij kan verbruiken.

In de houtvaten doorgroeiend doorwoekert de zwam de geheele plant. Uitwendig waarneembaar sterven de bladeren 't eerst af; opvallend is hierbij, dat zelden een blad in zijn geheel gelijkmatig verkleurt en verslapt: niet zelden is de eene helft nog groen en turgescent, terwijl de andere reeds aan het afsterven is. In deze laatste gedeelten dringt de zwam van uit de houtvaten in de andere weefsels door, treedt — althans in vochtige omgeving — naar buiten en gaat over tot vorming van conidiëndragers. In de bakken, onder de z.g. eenruiters, kan men dit op de afstervende deelen, vooral op de bladstelen vaak fraai waarnemen. Deze kleuren zich zwart door de vorming der sclerotiumachtige rustmyceliën (Pl. II, fig. 4) en daarop zijn dan de conidiëndragers als een zeer fijne dauw zichtbaar (fig. 5). Met een goede loupe is ook hun bouw wel waar te nemen, zoodat men in verband met de andere symptomen — zonder microscopisch onderzoek — de diagnose vrij zeker kan stellen.

Er is van *Verticillium alboatrum* geen hoogere vrucht-

vorm bekend. De conidiëndragers, die zeer karakteristiek zijn, zijn o.a. door KLEBAHN (p. 64) nauwkeurig beschreven. Pl. II, fig. 6 toont er eenige bij sterke vergrooting; de ronde knopjes zijn kogeltjes, waarin een aantal conidiën door een slijmige massa vereenigd zijn.

In water gebracht vloeien deze onmiddelijk uiteen, waardoor de afzonderlijke conidiën zichtbaar worden.

IV.

PROEVEN EN WAARNEMINGEN BETREFFENDE DE VERTICILLIOSE GEDURENDE HET JAAR 1916.

In Maart 1916 werden aan ons Instituut zieke komkommerplanten toegezonden, afkomstig uit een warenhuis te Oudewater. Er waren niet zoo heel veel planten ziek geworden, doch zoo hier en daar een tusschen de gezonde in. In het bijzonder was het den kweeker opgevallen, dat oogenschijnlijk op willekeurige hoogte een blad begon slap te hangen en verkleurde, spoedig gevolgd door andere op eenigen afstand er boven. Het duurde dan in de regel niet lang of de geheele plant was afgestorven.

Bij onderzoek vond ik mycelium in de houtvaten; ik isoleerde er een zwam uit, een *Verticilliums*oort, die ook in de reincultuur in alle opzichten overeenstemde met *Verticillium alboatrum* uit zieke aardappelplanten afkomstig. In den loop van hetzelfde jaar ontvingen wij ook meloenplanten, die onder dezelfde verschijnselen ziek geworden waren en waar eveneens *Verticillium alboatrum* uit geïsoleerd werd. Met dezen stam is echter niet verder gewerkt en met meloenen zijn nog geen proeven genomen.

Het zieke komkommermateriaal leverde het uitgangspunt voor het onderzoek:

1e. werden er reinculturen uit verkregen. Dit is betrekkelijk eenvoudig: wanneer men goed gereinigde stukken van de zieke planten in een gesloten glasdoos laat liggen, bedekken zij zich spoedig met conidiëndragers. Op verschillende wijzen kan men de conidiën op een voedingsbodem overbrengen, waarop men de kieming en ontwikkeling onder het microscoop kan volgen en zich van de zuiverheid der cultuur kan overtuigen;

2e. werden de planten zelf, nadat zij eenige dagen in een glasdoos hadden gelegen en rijkelijk bedekt waren met conidiën, in stukjes gesneden en in twee groote bloempotten met gesteriliseerden grond vermengd.

In 1916 nam ik nu de volgende proeven:

Infectieproeven met Komkommerplanten.

A. Infectie door middel van grond, na sterilisatie besmet met deelen van zieke planten.

In de twee bovengenoemde potten werden in het begin van Juni vijf jonge planten geplaatst; in de een twee planten van „Westlandsche witte broei" en een van „Albaster witte broei"; in de andere pot van iedere variëteit één. In het begin van Augustus toonden alle planten duidelijke ziekteverschijnselen. De zwam werd in de houtvaten aangetroffen en *Verticillium alboatrum* er weder uit geïsoleerd.

B. Stengelinfecties van komkommerplanten met reinculturen van Verticillium alboatrum.

De hiervoor gebruikte planten behoorden eveneens tot de twee bovengenoemde variëteiten. Zij waren ruim een maand oud en van den beginne afaan in gesteriliseerden grond gekweekt; zoo nu en dan werden voedingszouten in oplossing toegediend. Tusschen 17 en 21 Juli werden 14 planten geïnfecteerd.

Hiertoe werd de stengel even boven den grond gereinigd en gesteriliseerd; vervolgens maakte ik een insnijding in schuine richting naar beneden, zoover, dat een der vaatbundels was doorgesneden en bracht een weinig van de agar met de schimmel er in. Dan werd de wond stijf omwonden met caoutchouc-papier en daarom heen raffia (tot vlakke bandjes uitgestreken); door den stengel er vast mee te omwinden krijgt zij weer volkomen haar stevigheid terug. Deze planten bleken door de verwonding op zich zelf in het minst niet te lijden. Geen noemenswaardige verwelking was het gevolg er van; op zijn hoogst ging een blad, onmiddellijk boven de insnijding gelegen, wat slap hangen, doch dit herstelde zich spoedig.

De aldus behandelde planten vormden twee reeksen:

7 planten geënt met de zwam geïsoleerd uit komkommerplanten,

7 planten geënt met *Verticillium alboatrum*, in 1916 geïsoleerd uit zieke aardappelplanten.

Tot beide reeksen behoorden planten van beide genoemde variëteiten.

Het infectiemateriaal was dus niet volkomen vergelijkbaar, daar de uit aardappelen geïsoleerde stam reeds meer dan een jaar langer in reincultuur was voortgekweekt. Op bldz. 9 is opgemerkt, dat hierbij het uiterlijk van de culturen zich wijzigt, dat echter van een afneming van virulentie nog niets te bemerken viel.

In den loop van Augustus vertoonden reeds alle planten in meer of mindere mate ziektesymptomen; een duidelijk sprekend verschil tusschen beide reeksen was niet waar te nemen, evenmin was dit later het geval. Het proces verliep over het geheel minder snel en hevig dan bij de aardappelplant. In het begin van September waren nog slechts twee planten geheel dood en verdroogd; de anderen waren echter reeds zeer ziek en stierven in den loop van de maand af.

Het microscopisch onderzoek en de isolatie van de zwam bewees ook hier, dat de planten inderdaad aan verticilliose te gronde gegaan waren. In vele gevallen kwam reeds in de bak de zwam op de doode deelen der plant (vooral de zwarte bladstelen) naar buiten en vormde daar hare conidiëndragers (zie bldz. 11).

C. Infecties door middel van grond, na sterilisatie besmet met reinculturen van Verticillium alboatrum (komkommer-stam).

Deze proef sluit zich aan bij de onder A genoemde; hier geschiedde de besmetting echter door middel van reinculturen. Het entmateriaal verschafte ik mij aldus:

Nadat ik een aantal buisculturen op kersenagar had verkregen, entte ik de zwam over op fijngesneden en gesteriliseerde aardappelstukjes, waarmede groote buizen (± 4 cM. diam. en 19 cM. lang) gevuld waren. Om mij in korten tijd veel entmateriaal te verschaffen, bracht ik in een buiscultuur op kersenagar een weinig gesteriliseerd water en liet dit over het oppervlak loopen.

Onmiddellijk vervloeien dan de tallooze slijmkopjes en

men verkrijgt een suspensie van sporen. Giet men nu de vloeistof in de buis met aardappelmateriaal, dan verspreiden zich de sporen aanstonds over een groot oppervlak en de zwam ontwikkelt zich overal gelijktijdig, zoodat in zeer korten tijd alles erdoor overgroeid is. De inhoud van een d.g. buis werd dan vermengd met den gesteriliseerden grond in een bloempot; de zoo verkregen potten bleven eenige dagen staan en vervolgens werden de plantjes er in geplaatst. Op deze wijze werden in het begin van Juni zes planten behandeld (drie van iedere variëteit). Ook deze planten werden in den loop van den zomer zonder uitzondering ziek; het proces verliep echter duidelijk langzamer en minder hevig dan bij stengelinfectie. Tegen het eind van Augustus was het meerendeel echter reeds duidelijk ziek en in September stierven ze achtereenvolgens af. Verticilliose was, evenals bij de vorige proeven, gemakkelijk aan te toonen [1]).

Infectieproeven met aardappelplanten.

Het was aanvankelijk niet de bedoeling ook de aardappelverticillose in dit onderzoek te betrekken en ik zal er dan ook hier niet lang bij stilstaan; de hier vermelde proeven zijn hoofdzakelijk ingesteld ten einde na te gaan of de *Verticillium*-stam uit de komkommers geïsoleerd, ook physiologisch volkomen met die der aardappelplant overeenstemt, m.a.w. of er al of niet physiologische specialisatie is waar te nemen. De proeven wezen zeer duidelijk uit, dat dit niet het geval is; tevens bleek mij echter, dat er, ondanks het nauwkeurig onderzoek, vooral door PETHYBRIDGE, naar de verticilliose der aardappelen ingesteld, ook in deze richting nog veel te doen valt. Ik zal mij hier echter in hoofdzaak bepalen tot een verslag der genomen proeven:

A. Stengelinfecties van aardappelplanten met reinculturen van Verticillium alboatrum.

Als plantmateriaal gebruikte ik een tiental uitgezochte

---

[1]) Daar de photographieën, die ik in 1917 van verschillende proefplanten maakte, beter geslaagd zijn, dan die van 1916, heb ik deze proeven vermeld zonder er afbeeldingen bij te geven; mede ook, omdat in verband met de thans zeer hooge kosten, het noodzakelijk was, mij in het aantal platen te beperken.

knollen van een door den heer VEENHUIZEN gekweekte variëteit („No. 48"). Ten einde goed vergelijkbare planten te verkrijgen, liet ik de knollen uitloopen, brak van elk eenige scheuten af en kweekte deze op in potten met gesteriliseerden grond. Op deze wijze werden eenige reeksen, ieder van 10 gelijkwaardige planten verkregen; één reeks werd geïnfecteerd met de komkommerstam, één met de aardappelstam en een diende ter contrôle. Dit laatste was ook vooral daarom noodzakelijk, omdat de verticilliose, zooals vermeld is, met de knollen overgaat.

Wat de herkomst der reinculturen betreft en de wijze van infectie, hiervoor geldt wat bij de proeven met komkommerplanten vermeld is. De planten werden tusschen 7 en 10 Aug. geënt; de proef is derhalve vrij laat ingezet. Het is echter gebleken dat dit geen bezwaar was; in het algemeen schijnt *Verticillium alboatrum* de aardappelplanten vrij laat in het seizoen aan te tasten. De contrôleplanten waren half September alle nog volkomen gezond en groen.

De photo (Pl. I, fig. 3) geeft een beeld van deze proef (19 Sept.) Rechts ziet men de contrôleplanten, daarnaast die, welke met den aardappelstam geënt waren, dan die welke met den komkommerstam geënt waren. (De vierde reeks, geheel links, was met een uit zieke kerseboomen geïsoleerden stam geïnfecteerd en blijft hier buiten bespreking). De planten van de beide reeksen zijn zonder uitzondering ziek geworden en half Sept. allen nagenoeg afgestorven. De ziektesymptomen vertoonen zich hier sneller dan bij de komkommerplanten, het geheele proces verloopt blijkbaar heftiger.

Pl. I, fig. 1 en 2 toont 2 geïnfecteerde planten met bijbehoorende contrôle (12 Sept.). Het is duidelijk dat de komkommerstam zeer virulent is voor den aardappel; bij deze groep is zelfs de met den komkommerstam geïnfecteerde (fig. 2, links) nog veel sneller en heviger ziek geworden, dan die met den aardappelstam geënte (fig. 1, links); in sommige gevallen was het echter andersom. Op één bijzonderheid, die op de afbeeldingen duidelijk te zien is, wil ik nog even de aandacht vestigen:

Het ziek worden van de stengels van onder naar boven toe en het afsterven der bladeren in die volgorde is in den regel duidelijk waar te nemen. Wel kan natuurlijk

een verwelken en rotten der jongere bladeren in het topgedeelte reeds vroegtijdig er mede gepaard gaan. Dit voortschrijden van het ziekteproces, waaruit dus blijkt, dat de zwam hoofdzakelijk met den sapstroom mede groeit, is vooral duidelijk zichtbaar aan de zijtakken. Men lette b.v. op de zijtak, die op fig. 2 onder de infectieplaats zichtbaar is; deze is aan den top vrij goed, doch wordt van onderen op duidelijk ziek. Hetzelfde is ook op fig. 1 zichtbaar, aan den ondersten zijtak (rechts), die even onder den grond uit den hoofdstengel ontspringt.

Ook bij deze planten kon ik de zwam in de houtvaten vinden en de later zich ontwikkelende conidiëndragers.

B. Infecties door middel van grond, na sterilisatie besmet met reinculturen van Verticillium alboatrum.

Deze proef werd in hoofdzaak ingericht als de grondbesmettingsproef met komkommerplanten; het plantenmateriaal werd verkregen als bij de vorige, (A). Deze proef werd eveneens wel wat laat ingezet; eerst in het begin van Augustus werden de, van te voren opgekweekte eenstengelige planten in den besmetten grond geplaatst. Ook is zij op te kleine schaal gedaan, door gebrek aan pootgoed. Verder deed *Phytophthora infestans* geen goed eraan, vooral, doordat de door deze zwam teweeggebrachte verschijnselen vaak een oppervlakkige overeenkomst vertoonen met het „ringvuur" (verticilliose) der aardappelen. Deze bodembesmettingsproeven dienen dan ook met meer voorzorgen en op uitgebreider schaal herhaald te worden; het hier beschreven experiment is slechts te beschouwen als een voorproef, waarvan niettemin de uitslag niet twijfelachtig was: Ik had drie reeksen ieder van 6 planten. Bij reeks A was de grond geïnfecteerd met de *Verticillium*-stam uit komkommers, bij B uit aardappel geïsoleerd, C diende ter vergelijking. De twaalf planten in besmetten grond werden langzamerhand bijna alle ziek; ook hier echter verliep 't proces minder snel en hevig, dan bij de stengelinfecties. Op 30 September toen de proef beëindigd werd, was de uitslag deze:

	REEKS A	REEKS B	REEKS C
1.	geheel afgestorven	geheel afgestorven	gezond, hier en daar wat *Phytophthora*
2.	zeer ziek	zeer ziek	gezond
3.	zeer ziek	geringe ziekte-symptomen	gezond
4.	ziek	afgestorven	gezond
5.	geheel afgestorven	geheel afgestorven	gezond, hier en daar aangetast door *Phytophthora*
6.	hoofdstengels afgestorven, twee zijtakken nog vrij goed	zeer ziek	gezond

Behalve B 3 zijn dus alle planten door den besmetten bodem geïnfecteerd; verschil tusschen reeks A en B werd ook hier niet geconstateerd.

V.

PROEVEN EN WAARNEMINGEN GEDURENDE HET JAAR 1917.

Door de waarnemingen in 1916 gedaan, was reeds met zekerheid de verticilliose van den komkommer vastgesteld. Tevens was gebleken, dat de planten ziek worden, wanneer zij in een besmetten bodem wortelen en ook, dat *Verticillium alboatrum* geen specialisatie vertoont t.o. van komkommer en aardappelplant. Niettemin bleven er in het onderzoek nog vele leemten; het werd daarom in 1917 voortgezet. De resultaten van het vorige jaar werden hier-

door bevestigd en het onderzoek werd uitgebreid; in het bijzonder werden de ziektesymptomen nauwkeuriger bestudeerd en er werden ook infectieproeven met sporen ingesteld. Toch kan ik niet verhelen, dat de resultaten nog niet in alle opzichten bevredigend zijn en een dieper doordringen in het ziekteproces wenschelijk blijft. Een goede opzet der proefnemingen, geheel voldoende aan strenge eischen van wetenschappelijk onderzoek, stuitte op groote moeilijkheden. Voor een deel zijn deze het gevolg daarvan, dat ons Instituut nog lang niet is toegerust met alle hulpmiddelen, die voor dergelijke onderzoekingen onmisbaar zijn; (een groote kas b.v. speciaal ingericht voor infectieproeven ontbreekt geheel); voor een deel ook van de abnormale tijdsomstandigheden.

In 1916 was reeds gebleken, dat de cultuur in bakken („onder eenruiters") groote bezwaren oplevert. Reeds wanneer men drie of vier planten in een bak heeft, groeien ze spoedig zóó dooreen, dat het moeilijk wordt de afzonderlijke planten goed waar te nemen.

Haalt men de ranken uiteen, of neemt men de planten van hun plaats (b.v. om ze te photographeeren), dan is het haast ondoenlijk om ze weer op geschikte wijze te plaatsen. Men zou dus feitelijk voor iedere plant een afzonderlijken bak moeten hebben, wat natuurlijk, als men de proeven op een behoorlijke schaal wil doen; niet uitvoerbaar is. Daar komt bij, dat de op den grond liggende planten op de knoopen wortelen, waardoor dus — ook al kweekt men ze in potten met gesteriliseerde aarde — besmetting van uit den grond niet geheel uitgesloten is. Het verdient dus de voorkeur de planten in een kas te kweeken tegen het glas op, of — wat voor het onderzoek verreweg het meest verkieselijk is, aan stokken gebonden (zooals b.v. Erw. Smith deed bij zijn infectieproeven met *Bacillus tracheiphilus*), waardoor de planten verplaatsbaar blijven.

Voor dit doel werd een houten staketsel, op het terrein van ons Instituut aanwezig, door een bedekking met ramen tot een soort kasje ingericht, waarin ruimte was voor een dertigtal planten, zoodat ze aan alle kanten beschouwd konden worden. Een ideale inrichting was dit nog lang niet; het zware houten geraamte benam veel te veel licht voor een goede cultuur; ook was het niet mogelijk

hier temperatuur of vochtigheid te regelen. Bovendien was het zoo laag, dat we alleen op de knieën om tusschen de planten door konden bewegen; de planten stonden er echter beschut tegen regen en wind en het was dus bruikbaar.

Voorts werden ook eenige planten gekweekt in de bakken, die gediend hadden voor het opkweeken der plantjes, doch nu één plant onder iederen eenruiter.

Door de noodzakelijke gasbesparing was het niet mogelijk groote potten met grond te steriliseeren. De grond in den omtrek van ons instituut is blijkbaar zeer sterk door *Verticillium* besmet; op vele plaatsen ziet men in den nazomer geheele aardappelvelden voortijdig vergelen en afsterven en bij onderzoek blijken dan de planten door *Verticillium* te zijn aangetast. Ik kweekte daarom mijn proefplanten deels in zeer zuiver Veluwezand, onder toediening van voedingsoplossingen, deels in bladaarde genomen vanonder de boomen van een oud buitengoed, niet ver van het Instituut gelegen (Hinkeloord), waarop ongetwijfeld sinds menschenheugenis geen veldgewassen verbouwd waren. Toch is ook een der contrôle-planten, hierin gekweekt, door verticilliose aangetast, waaruit blijkt, dat ook deze grond zonder voorafgaande sterilisatie niet te gebruiken is. *Verticillium alboatrum* schijnt ook al, evenals verschillende andere pathogene zwammen, b.v. *Rhizoctonia Solani* en *Fusarium spec*, volstrekt niet tot de in cultuur gebrachte gronden beperkt te zijn [1]). Intusschen wordt aan de waarde van deze proefreeks door deze waarneming veel afbreuk gedaan, te meer waar ik, tengevolge van de voor deze proeven vereischte installatie met betrekkelijk kleine getallen van proefplanten moest werken. Weliswaar werd dit weer eenigszins gecorrigeerd door het feit, dat ik verscheidene planten op een derde of op de helft van de stengelhoogte geïnfecteerd had, waarbij dan in den regel zeer duidelijk zichtbaar was, dat de verschijnselen eerst boven de infectieplaats optraden. Toch was het goed, dat ik een deel der planten in zuiver zand gekweekt had. Hierin bleven de contrôle-planten alle gezond: de cultuur

[1]) Zie o.a. *Pratt*, Experiments with clean seed potatoes on new land in Southern Idaho. Journal of Agricultural Research, Vol VI, (1916) p. 573.

gaat redelijk goed, de planten ontwikkelen zich voldoende voor de proefnemingen. Intusschen leenen d.g. culturen in zuiver zand zich slecht voor bodembesmettingsproeven; zeer waarschijnlijk zal dit zand, gedrenkt met een oplossing van eenige anorganische zouten een voor de zwam onbruikbaar substraat vormen, zoodat het bezwaarlijk zal gaan het onderzoek in deze richting uit te breiden, zoolang de omstandigheden niet toelaten groote potten met grond te steriliseeren.

Over het geheel kreeg ik den indruk, dat de in zand gekweekte planten gevoeliger waren t.o. van de parasiet dan de in grond gekweekte, ofschoon ze uiterlijk volstrekt niet minder waren. Het ziekteproces verliep bij de verschillende infectieproeven sneller en heviger, en bij de infecties door middel van sporen scheen het alsof ze inderdaad ook vatbaarder waren. De waarnemingen zijn nog te gering in aantal om er met zekerheid iets omtrent te kunnen zeggen; een speciaal onderzoek in deze richting zou men misschien echter hieraan kunnen vastknoopen.

Ik werkte in 1917 slechts met één variëteit („Rollin's Telegraph") en gebruikte voor de infectieproeven alleen een stam van *Verticillium alboatrum*, die ik in den loop van den zomer uit een aardappelplant geïsoleerd had.

Infectieproeven met komkommerplanten.

A. Stengelinfecties van komkommerplanten met reinculturen van Verticillium alboatrum (stam in 1917 geïsoleerd uit een aardappelplant).

De gebruikte planten waren ± 2 maanden oud en droegen 15 à 20 bladeren; zij werden in de eerste week van Augustus geïnfecteerd, op dezelfde wijze als in 1916 (zie bldz. 13).

I. De 5 in zand gekweekte planten (No. 1, 2, 5, 7 en 8) waren tegen het eind van de maand alle reeds vrij hevig aangetast. Over het geheel werden ze vrij regelmatig van af de infectieplaats naar boven voortgaande ziek, doch er waren wel individueele verschillen op te merken: No. 1 vertoonde vergeling van eenige bladeren boven de infectieplaats (zonder verwelking). No. 2 eveneens doch sterker, no. 5, ongeveer ter halver hoogte geïnfecteerd, was duidelijk ziek bóven de infectieplaats (de hoofdstengel droeg daar eenige reeds geheel verkleurde en verwelkte bladeren),

twee zijstengels onder de infectieplaats zijn nog oogenschijnlijk gezond, no. 7 was reeds zeer ziek, verscheidene bladeren zijn verkleurd en verslapt, ook was de top verwelkt, no. 8, vrijwel als no. 7, iets minder hevig.

Half September waren deze planten alle reeds zeer ziek of geheel afgestorven. Alleen no. 1 (die evenals no. 5 ter halver hoogte geïnfecteerd was), onderscheidde zich nog gunstig. Deze was zelfs half October nog niet geheel afgestorven. Wel was het stengeldeel boven de infectieplaats dood en gedeeltelijk reeds zwart, doch enkele zijscheuten daar onder gelegen, waren ook toen nog groen, een bewijs, dat de zwam hier slechts langzaam naar onderen was voortgewoekerd. Dit neemt men in den regel waar; waarschijnlijk is het ook wel hieraan toe te schrijven, dat bij stengelinfecties der aardappelplant zoo zelden de nieuwgevormde knollen geïnfecteerd worden. Toch heb ik bij de komkommerplanten een enkele maal wel een uitzondering hierop waargenomen.

Plaat IV, fig. 8 en 9, toont twee dezer planten respec. op 7 en 8 Sept., dus ruim een maand, nadat ze geïnfecteerd waren. No. 2 is vrijwel afgestorven, no. 5, is om haar te kunnen photographeeren, even boven de infectieplaats doorgesneden. Het onderste deel is nog vrij goed, vooral de twee zijtakken: het deel boven de infectieplaats is echter reeds zéér ziek. Opvallend is hier, wat men zoo vaak waarneemt, dat sommige bladeren reeds zeer ver heen zijn, andere nog redelijk goed: Men lette bijv. op het verschil tusschen het 1° en 2° blad naar boven toe, gerekend van af de infectieplaats: het 1° (a) is reeds geheel verdord en afgestorven, het 2° (b), is slap en geel (licht op de photo), het meest naar links gekeerde deel ook reeds necrotisch. De top begint verwelking te vertoonen, het groote naar voren gekeerde blad echter, dicht daaronder, is nog groen en slechts weinig verslapt. Deze verschillen zijn ongetwijfeld voor een groot deel daaraan toe te schrijven, dat bij het infecteeren in den regel slechts één der vaatbundels wordt aangesneden, waardoor het geheele systeem niet gelijkmatig wordt aangetast.

II. De planten, die in bladaarde gekweekt werden (No. 6, 9, 14, 15, 16, 24 en 26) vertoonden in hoofdzaak dezelfde verschijnselen, over het geheel echter in iets minder hevige

mate dan de in zand groeiende. Dit blijkt reeds eenigszins uit den stand der proefneming op 31 Aug.:

No. 6 (onder aan den stengel vlak boven den eersten zijstengel geïnfecteerd, zie Pl. III, fig. 7), zeer ziek, vooral de hoofdstengel; de eerste zijstengel is nog geheel gezond, de tweede (boven de infectieplaats), begint ziek te worden.

No. 9, (op ongeveer $^1/_3$ van de stengelhoogte geïnfecteerd) begint ziek te worden, vooral naar boven toe, doch ook het eerste blad onder de infectieplaats, begint te verkleuren.

No. 14 (aan den stengelvoet geïnfecteerd), zeer ziek, gewone symptomen; alleen een paar van de oudste (onderste) bladeren zijn nog vrijwel turgescent.

No. 15 (infectie als 14), oogenschijnlijk nog gezond.

No. 16 (infectie als 14), begint langzaam aan van onderen op ziekteverschijnselen te toonen.

No. 24 (infectie als 14), twijfelachtig; begin van ziekte?

No. 26 (ter halver hoogte geïnfecteerd), als 24.

De toestand dezer planten is dus over het geheel veel beter dan die van de vorige groep; de aantallen der proefplanten zijn echter te gering om er met zekerheid een gevolgtrekking uit te maken. Bij de met sporen geïnfecteerde planten (reeks B) kwam echter dit verschil nog duidelijker voor den dag.

Spoedig echter waren ook deze planten allen zeer ziek; ook no. 15 en 24 (Pl. IV fig. 10) vertoonden b.v. 7 Sept. reeds onmiskenbare ziekteverschijnselen; no. 14 was 15 Sept. reeds geheel afgestorven. No. 6 vertoonde thans het beeld van Pl. II. De zijstengel *b* is nu zeer ziek en geheel verwelkt; de laagste zijstengel (onder de infectieplaats ontspringend) begint thans ook ziek te worden, een der bladeren (op de photo naar voren gekeerd) vertoont reeds verkleuring en begint slap te hangen.

Het minst ziek was nog no. 26, een sterke krachtig groeiende plant. Hier deed zich bij uitzondering het verschijnsel voor, dat de plant vanuit de infectieplaats naar onderen toe ziek werd. In verband met het feit, dat ook een der contrôleplanten door verticilliose is aangetast (zie bldz. 20) zou men geneigd zijn ook hier aan bodeminfectie te denken; waarschijnlijk is dit echter niet, want het was wel zichtbaar, dat het proces van af de infectieplaats, van boven naar onderen voortging.

B. Stengelinfecties van komkommerplanten door middel van sporen.

Het is mij uit de literatuur niet gebleken, dat men bij aardappelplanten positieve resultaten heeft gekregen met stengelinfecties door middel van sporen. Trouwens deze infectieproeven zijn slechts zelden genomen. Ik vind alleen vermeld de proeven van WOLLENWEBER en SCHLUMBERGER (1911), die negatief zijn uitgevallen. Bij de komkommerplanten echter, vooral bij de in zand gekweekte planten, was het resultaat beslist positief. Het lijdt geen twijfel, dat de conidiën, door kunstmatige verwondingen in de houtvaten gebracht, daar tot ontwikkeling kunnen komen, en de plant aantasten en te gronde kunnen richten. Dit is m.i. wel een van de meest overtuigende bewijzen van het parasitisch karakten van het organisme.

De proeven werden als volgt genomen:

Reinculturen van *Verticillium alboatrum*, mits niet te lang voortgekweekt, vertoonen een rijkelijke sporenvorming. De conidiën, in slijmkopjes vereenigd (zie Pl. II, fig. 5 en 6), vormen dan vaak als 't ware een fijnen dauw op het door de zwarte hyphen donker gekleurde substraat. Giet men nu gesteriliseerd water in de cultuurbuis en laat men dit zachtjes over de kopjes vloeien, dan krijgt men onmiddellijk een suspensie van sporen. Gemakkelijk kan men er zich onder het microscoop van overtuigen, dat men op deze wijze tallooze conidiën in de vloeistof krijgt, doch geen mycelium.

De planten werden nu uitwendig gesteriliseerd en verwond (zie bladz. 13); vervolgens werd een goed gereinigd penseel in de suspensie gedoopt en in de wond uitgestreken. Daarna werd deze op de gewone wijze gesloten.

Volgens deze methode werden de volgende planten behandeld:

I. Planten in zand gekweekt (No. 11, 12 en 13), geïnfecteerd even boven den stengelvoet.

Tegen verwachting snel en hevig traden hier de ziekteverschijnselen op; zoo was no. 13 reeds na een week duidelijk ziek. No. 11 vertoonde, na ruim twee weken, het beeld van Pl. V, fig. 12. Dit beeld is vooral zeer karakteristiek en herinnert sterk, aan hetgeen men ook in de practijk waarneemt in de beginstadiën der ziekte.

Zoowel het onderste als het bovenste deel van de plant zijn uiterlijk nog geheel normaal (er is b.v. volstrekt nog geen verwelking van den top waar te nemen), doch op schijnbaar willekeurige plaats, in het midden van den stengel komen de verschijnselen voor den dag. Het blad *a*, ongeveer op $^3/_4$ van de stengelhoogte gelegen, is het eerst aangetast, daarna *b*; *a* is nu reeds geheel verslapt en geel, de bladsteel is echter nog vast en turgescent. Het blad *b* is duidelijk eenzijdig ziek, eveneens iets wat men vaak opmerkt: de naar voren gekeerde zijde is reeds geel verkleurd, slap en verschrompeld, de afgewende zijde, waar juist nog een stukje van zichtbaar is, is nog groen en turgescent. Het blad *c* vertoont een begin van vergeling. Drie dagen later zijn de bladeren *d* en *e* geheel slap en hangen neer, ook de bladstelen, echter zonder verkleuring der bladschijf; ook het blad *c* vertoont nu verkleuring en hier en daar necrotische plekken.

Op deze verschijnselen kom ik later nog terug (zie onder VII), doch ik wil mij hier bepalen tot het verslag der proeven. Ook No. 12 (Pl. VI, fig. 14) is binnen twee weken zeer ziek geworden; de photo toont de plant 15 dagen na de behandeling. Ook hier zijn de onderste bladeren, ofschoon boven de infectieplaats gelegen, opvallend goed gebleven.

II. Planten in aarde gekweekt (No. 17, 18, 19, 20, 21, 22 en 23). Uit het volgende verslag van den toestand dezer planten op 31 Aug., toen de zandplanten reeds alle drie zéér ziek waren, blijkt duidelijk, dat deze planten meer weerstandsvermogen hadden tegen de infectie:

No. 17, oogenschijnlijk nog bijna gezond, alleen één blad niet ver van den top is slap en eenzijdig verkleurd.

No. 18, zwakke symptomen aan de bladeren, onmiddelijk boven de infectieplaats.

No. 19, (zie Pl. VI, fig. 14), aan het middengedeelte van den stengel eenige verkleurde deels verwelkte, deels reeds verschrompelde bladeren; onmiddelijk boven de infectieplaats beginnen de bladeren te verkleuren, top niet verwelkt.

No. 20, twijfelachtige eerste symptomen.

No. 21, oogenschijnlijk nog gezond.

No. 22, zeer ziek, verschillende bladeren aangetast, verwelkt en verkleurd, top slap hangend zonder verkleuring.

No. 23, in hoofdzaak als No. 22 (zie Pl. VI, fig. 13).

Drie van de planten waren duidelijk ziek, vier nog in een beginstadium of schijnbaar geheel gezond.

Uit de tot nog toe waargenomen feiten, was reeds met zekerheid de mogelijkheid gebleken van wondinfectie door middel van sporen. Teneinde een voorloopig onderzoek in te kunnen stellen naar de verspreiding en de ontwikkeling der sporen in het inwendige van de plant, heb ik het verloop van deze proef niet tot het eind toe afgewacht, doch ik heb eenige planten in verschillende stadiën der ziekte geconserveerd. Bij verschillende daarvan nam ik echter de voorzorg van te voren (door het opnieuw isoleeren van de zwam uit de plant) met zekerheid aan te toonen, dat de plant inderdaad aan verticilliose leed, omdat men door het microscopisch onderzoek wel de zwam in de vaten kan opsporen, doch niet met volkomen zekerheid kan uitmaken of het mycelium van *Verticillium alboatrum is*.

No. 12 en 13 stierven spoedig, met de gewone verschijnselen van verticilliose.

No. 11 werd 4 Sept. geconserveerd, nadat van de bladsteel van *b* en van een 4 knoopen lager gelegen blad culturen waren ingezet. Uit *b* ontwikkelde zich rijkelijk *Verticillium*, uit 't lager gelegen blad niet.

No. 17 werd 5 Sept. geconserveerd, voordat ze duidelijke ziekteverschijnselen vertoonde.

No. 18 bleef den geheelen maand September er nog goed uitzien; 26 Sept. werd zij geconserveerd. Ze vertoonde toen alleen boven in de plant een paar slappe verkleurende bladeren. Alvorens haar te conserveeren werden er 2 culturen van ingezet:

a) van den stengel, $\pm$ 1½ d.M. boven de infectieplaats.

b) van den bladsteel van een der verwelkende top bladeren; uit *a* ontwikkelde zich spoedig *Verticillium*, uit *b* niet.

No. 19 werd spoedig zeer ziek; enkele dagen na het photographeeren (zie Pl. VI, fig. 15) hing ook de top reeds slap. Na twee weken was de plant bijna geheel afgestorven. Stukken ervan in glasdoos gelegd ontwikkelden rijkelijk *Verticillium*.

No. 20 ging door een ongelukkig toeval, bij het verzetten der potten verloren.

No. 21 bleef er gedurende September nog vrij goed

uitzien; 26 September werd zij geconserveerd. Zij vertoonde toen alleen eenige geelachtig verkleurde bladeren met necrotische plekken. Er werden van te voren twee culturen van ingezet:

a) van den stengel, ± 1 d.M. boven de infectieplaats,

b) van den bladsteel van der bovenste bladeren.

Uit *a* ontwikkelde zich spoedig *Verticillium*, uit *b* niet.

No. 22 werd 6 Sept geconserveerd; haar toestand was, vergeleken bij 31 Aug. betrekkelijk weinig verergerd. Van te voren waren 2 culturen ingezet:

a) van een bladsteel onmiddellijk onder de infectieplaats,

b) van een stengelstukje ± 2 d.M. daarboven.

Uit beide ontwikkelde zich *Verticillium*.

No. 23 was 15 Sept. reeds bijna geheel afgestorven, de bladeren verdroogd; stukken er van in glasdoos gelegd ontwikkelden rijkelijk *Verticillium*.

Tenslotte nog iets over de contrôleplanten. Ik had hiervan slechts een gering aantal, te gering ongetwijfeld. Zooals reeds gezegd, was het met het oog op de beschikbare ruimte niet goed mogelijk er meer te nemen, daar dan het aantal proefplanten te gering zou geworden zijn.

Indien ik er meer tot mijn beschikking had gehad, zou het aangewezen zijn er ook eenige op de gewone wijze te verwonden en in alles op dezelfde wijze te behandelen als de proefplanten, alleen zonder mycelium of sporen in te brengen, zooals dit bij d.g. proefnemingen gebruikelijk is. Wel is waar kan ik niet verhelen, dat mij dit in vele gevallen, en speciaal ook hier, eenigszins overbodig voorkomt: de kans op wondinfectie door andere schimmels of bacteriën is bij de gevolgde methode wel zeer gering, en wat de verwonding zelf betreft, men kan zich door de planten nauwkeurig gade te slaan er gemakkelijk van overtuigen, dat deze al zeer weinig schade doet. Iets anders is het, als het er om te doen is een zoo helder mogelijk inzicht in het verloop der ziekteprocessen te krijgen; dan dient men ongetwijfeld te bedenken, dat er een groot verschil bestaat tusschen een plant, die door kunstmatige infectie in een stengelwond ziek wordt en een die op natuurlijke wijze in den bodem aan de wortels geïnfecteerd wordt. In dat geval zal men ook nauwkeuriger de uitwerking van de verwonding op zichzelf moeten nagaan.

In zand kweekte ik vier planten, welke geen behandeling ondergingen; deze bleven doorloopend groen en gezond. (Zie No. 25, Pl. IV, fig. 11.) Van drie der vier in bladaarde gekweekte planten geldt hetzelfde (zie No. 27, Pl. VI, fig. 16); No. 28 echter begon in den loop van September volkomen dezelfde verschijnselen te vertoonen, als de geïnfecteerde planten en bij onderzoek bleek ze eveneens aan verticilliose te lijden. Op bldz. 20 is reeds meegedeeld, dat dit te wijten is aan de tijdsomstandigheden, waardoor het niet mogelijk was op eenigszins ruime schaal grond te steriliseeren.

IV.

NADERE BESCHOUWING VAN DE VERSCHIJNSELEN EN HET KARAKTER VAN DE ZIEKTE.

In den aanvang van hoofdstuk I heb ik gezegd, dat naar mijn meening de hier behandelde ziekten slecht gekenmerkt worden door de benaming „verwelkingsziekte." Ik wil dit thans, in verband met de in de beide vorige hoofdstukken beschreven verschijnselen, nader toelichten en geef hier mijn opvatting van het karakter dezer ziekte. Ik moet er den nadruk op leggen, dat deze beschouwing nog slechts een voorloopige is; er is nog veel onvolledigs in het beeld van het ziekteproces. Ik acht het waarschijnlijk, dat het volgende in hoofdzaak ook geldt voor de fusariose; daar ik mij echter alleen met de verticilliose heb bezig gehouden wil ik mij daartoe bepalen.

Verwelkingsverschijnselen kunnen zich uit den aard der zaak bij de meest verschillende pathologische toestanden voordoen. Zeer vaak ook zijn ze niets anders dan de uiting van een voorbijgaande wanverhouding tusschen wateropname en transpiratie, zooals die op heete zonnige zomerdagen kan intreden. Het is overbekend, dat de planten zich in den regel dan 's nachts weer herstellen.

Verwelkingsverschijnselen op zichzelf zijn dus reeds weinig geschikt om ziekten te karakteriseeren. Daar komt echter bij, dat echte verwelkingsverschijnselen volstrekt niet zoo heel vaak optreden bij deze ziekte. Dit feit trof mij bij mijn proefnemingen en het blijkt evenzeer uit de literatuur over het onderwerp:

Als we de beschrijvingen, die verschillende waarnemers

van deze ziekten geven, met aandacht nalezen, treft 't ons, dat ze gewoonlijk weinig melding maken van echte verwelkingsverschijnselen, soms zelf uitdrukkelijk vermelden, dat er weinig te zien is van verwelking.

Zoo zegt b.v. PETHYBRIDGE (1916) in zijn verhandeling over de aardappelverticilliose: „Men moet het beschouwen als een type van verwelkingsziekte („wilt-disease") ofschoon feitelijk verwelking van het loof, d.i. een toestand van slapheid, van turgorverlies, in de nog groene bladeren uiterst zeldzaam is en alleen opgemerkt werd in die gevallen, waarin gezonde planten kunstmatig geënt werden."

Het komt mij dan ook voor, dat deze benaming, zoowel als de geheele opvatting van de ziekte, een voortvloeisel is, van de verkeerde voorstelling, die men zich van de oorzaken er van maakt. De gangbare beschouwing komt in den regel hier op neer: de zwam woekert in de houtvaten en verstopt deze; dus moet de plant verwelken en door water gebrek ten gronde gaan. Er is mij slechts één geval in de literatuur bekend, waarbij een andere factor wordt ingevoerd, n.l. bij ORTON (1902). die bij de fusariose van de koeienboon *(Vigna Sinensis)* ook vermeldt, dat de kleine zijwortels afsterven, zoodat niet alleen het transport maar ook de opname van water zou verminderen. Toch is ook ORTON weinig helder in zijn beschrijving der ziekteoorzaken. Zoo zegt hij:

„The appearance of the plants affected by this disease indicates that it is suffering from a lack of water" en op dezelfde bladzijde: „The term „wilt" is somewhat misleading, as the leaves usually drop off before there is any conspicuous wilting."

Ik ben echter van meening, dat deze beschouwing, volgens welke dus de plant eenvoudig tengevolge van verstopping der houtvaten door watergebrek ten gronde zou gaan, veel te grof, te mechanisch is en dan ook over 't geheel slecht beantwoordt aan de feiten.

Onderzoekt men zelfs zeer zieke planten, dan wordt men telkens weer getroffen, door de betrekkelijk geringe hoeveelheden mycelium, die men in de vaten aantreft. Ook KLEBAHN (1913) heeft dit opgemerkt: „Zwar ist die Menge der Hyphen in den Gefäszen nicht überall so grosz, dasz eine wesentliche Störung der Wasserleitung

ohne weiteres einleuchtet; nur gelegentlich trifft man Ansammlungen, die einer Verstopfung nahe kommen." Nu kan men hier tegen aanvoeren, dat de vaten feitelijk ook slechts op enkele plaatsen goed verstopt behoeven te zijn om den opwaartschen sapstroom zóó zeer te belemmeren, dat de plant gaat verwelken, en dat juist deze plaatsen aan de waarneming zouden ontsnapt kunnen zijn. Alleen door een uiterst nauwkeurig onderzoek van het vaatstelsel der geheele plant van onder tot boven, zou men deze tegenwerping geheel kunnen weerleggen.

Er zijn echter ook andere feiten, die er op wijzen, dat de beschouwingswijze niet juist is.

De belemmering van den watertoevoer kunnen we ons op verschillende andere wijzen voorstellen tot stand te komen. In de eerste plaats kan de wateropname verminderen, b.v. tengevolge van een beschadiging der fijnere wortels door de zwam. Zooals boven vermeld beschrijft Orton (1902) dit bij de fusariose van *Vigna Sinensis*. Het is niet geheel uitgesloten, dat iets d.g. ook bij de verticilliose van aardappel en komkommer een rol speelt. Waarschijnlijk is het echter niet, o.a. reeds hierom, omdat men bij infecties aan de stengelbasis in hoofdzaak dezelfde verschijnselen waarneemt, waarbij toch de wortel volkomen intact blijft. Het is echter een van de dingen, die (b.v. door middel van kunstmatige bodeminfectie) nader onderzocht dienen te worden, waarbij tevens in bijzonderheden nagegaan kan worden hoe de zwam de plant binnendringt. Zien we hier echter van af, dan is het toch zeer goed mogelijk, dat myceliumwoekering in de houtvaten den sapstroom belemmert, al is 't dan niet door verstopping. Al zouden we moeten aannemen, dat de waterbeweging een zuiver mechanisch proces is, dan nog is het denkbaar, dat betrekkelijk geringe hoeveelheden mycelium, die langs de wanden der vaten groeien en ze hier en daar doorboren, de eigenaardige physische eigenschappen van dit systeem geheel wijzigen, zoodat het niet goed meer kan functionneeren. Nog in sterker mate geldt dit, wanneer we — waar toch veel op wijst — moeten aannemen, dat de medewerking der levende houtelementen noodzakelijk is om den sapstroom te onderhouden. Ik wees er reeds op (zie bldz. 11), dat het m. i. niet aangaat, de zwam in dit

stadium als een in de vaten levende saprophyt te beschouwen; alles wijst er op, dat zij stoffen afscheidt, die op den vaatbundel inwerken en het is derhalve ook zeer goed mogelijk, dat ook de levende elementen verzwakt worden. Worden deze secreten met den sapstroom omhoog gevoerd en komen ze in de bladeren, dan kunnen ze hier op het bladparenchym inwerken en daardoor de zuigkracht der bladeren doen afnemen, wat eveneens een oorzaak kan zijn van minder krachtige sapstroming.

De beteekenis van de verschillende genoemde factoren kan eerst door een nauwkeurig onderzoek van den bouw en de levensverrichtingen, zoowel van de gezonde als van de zieke planten, worden vastgesteld. Voor zoover ik echter thans de feiten overzie, lijkt het mij het waarschijnlijkst, dat blijken zal, dat al de genoemde factoren slechts van ondergeschikte beteekenis zijn bij het ziekteproces.

In de eerste plaats zijn er verschillende waarnemingen, die er op wijzen, dat de sapstroom bij de komkommers voor een groot deel berust op den worteldruk. Ik heb b.v. waargenomen, dat bij een komkommerplant, in een warme kas midden in den zomer bij den stengelbasis afgesneden, er door den stomp in korten tijd rijkelijk vloeistof uit de vaten geperst werd, in tegenstelling met de meeste houtgewassen, waarbij — wanneer de plant eenmaal vol in blad staat — de worteldruk slechts van geringe beteekenis (of zelfs negatief) is.

Ook heeft men wel waargenomen, dat komkommerplanten na hevige regenbuien verwelkingsverschijnselen vertoonden, wat zeer waarschijnlijk te wijten is aan de sterke afkoeling van het zich oppervlakkig uitbreidende wortelstelsel. Ook dit dient nader onderzocht te worden.

Maar ook een nauwkeurige waarneming van de zieke planten brengt ons tot een andere beschouwing:

Het is natuurlijk niet gemakkelijk zich een juiste voorstelling te vormen van de verspreiding en de aanwezige hoeveelheid van mycelium is een zieke plant zonder deze op te offeren. Ik ging hiertoe vaak zoo te werk, dat ik hier en daar van de plant een blad met bladsteel afnam, den laatste na zorgvuldige reiniging in een buis met agar bracht en de bladschijf droogde; (dit laatste om, met behulp van korte notities, later nauwkeurig te weten in welken

toestand het blad zich bevond). Op deze wijze bleek mij steeds, dat de zwam reeds in het blad was doorgedrongen, wanneer dit ook maar iets verdachts vertoonde — nog lang geen verwelking of afsterven — doch b.v. slechts een nauwelijks zichtbaar verbleeken van de groene kleur. Het is duidelijk, dat deze waarnemingen geheel in strijd zijn met de verstoppingstheorie: steeds blijkt zelfs de bladsteel reeds doorgroeid te zijn met mycelium en nog vertoont het blad geen verslapping, geen zichtbaar verlies van turgescentie, ofschoon toch reeds het geheele vaatstelsel — van de stengelbasis tot de bladschijf doorwoekerd is; eerst als de zwam in het blad zelf binnendringt, beginnen de ziektesymptomen zich te vertoonen: eerst verkleuren, verbleeken van het groen, daarna vergelen, dan verslapping. Het staat m.i. dan ook volkomen vast, dat de bladeren alleen „verwelken", omdat ze afsterven, en niet omgekeerd.

Mijn waarnemingen zijn hier ook volkomen in overeenstemming met die van KLEBAHN bij de dahliaplant: „an solchen Stellen der Blätter, die noch nicht welk und geschrumpft waren [1]), ergab sich an Mikrotomschnitten, dasz nur in den Gefäszen der Blattadern Mycel vorhanden war", — dus ofschoon het mycelium reeds tot in in de houtvaten der nerven was doorgedrongen, nog geen verwelking — „das Mesophyll zeigte sich unverändert und gab gute klare Bilder. An den welken Stellen ist dagegen das ganze Blattgewebe von Hyphen durchzogen."

Het wekt wel eenige bevreemding, dat KLEBAHN, ondanks zijn zeer juiste waarnemingen, aan de onjuiste beschouwing in hoofdzaak vasthoudt.

Volgens mijn opvatting hebben we bij de verticilliose in zekeren zin te doen met een bladziekte, een aantasting van het bladparenchym, die zich dus laat vergelijken b.v. met de *Phytophthora*-ziekte der aardappelplant. Bij deze laatste worden de bladeren van buiten af (door opperhuid of huidmondjes) door de zwam aangetast. Bij de verticilliose is de zaak gecompliceerder: hier dringt de parasiet van binnen door, door wortels en stengels, het blad binnen. De vatbaarheid moet dus ook door andere factoren bepaald

1) Spatieering van mij.

worden en de ziekte draagt meer het karakter van een regelmatig voortschrijdend proces.

Moge deze opvatting op het eerste gezicht wat gewrongen lijken, zij beantwoordt toch in vele opzichten beter aan de feiten. Het bloote feit reeds, dat zelfs goede practici herhaaldelijk de verticilliose der aardappelplant met de gewone *(Phytophthora-)* aardappelziekte verward hebben, wijst hier op. Deze verwarring is het gevolg van een zekere overeenkomst der uitwendige verschijnselen, die toch iets meer is dan een geheel oppervlakkige gelijkenis. Deze overeenkomst wordt vooral veroorzaakt door het gedeeltelijk, pleksgewijs afsterven der bladeren. Zeer duidelijk is dit b.v. te zien op fig. 10 (Pl. IV). Hier ziet men, dat het tweede blad, over de rand van de pot liggend, gedeeltelijk nog geheel gezond en turgescent is, terwijl het naar voren gewende deel reeds geheel verschrompeld is. Ook op fig. 12 (Pl. V) is dit aan het blad *b* zichtbaar. Bij de aardappelverticilliose neemt men het eveneens vaak waar, en dat het bij de fusariosen ook optreedt, vind ik vermeld in de reeds meer genoemde verhandeling van HARTER en FIELD (1914): „Dieses teilweise Absterben von Blattgebieten, das bei der gesunden Pflanze fehlt, ist den meisten Welkekrankheiten eigen". Dit alles leidt ons tot de noodzakelijkheid onze geheele opvatting van de verwelkingsziekten te herzien; en zal echter nog veel experimenteel werk noodig zijn, voor wij ons een eenigszins volledig beeld kunnen vormen van het ziekteproces.

VII.

BESTRIJDING.

Of de verticilliose der Cucurbitaceeën in ons land zeer verspreid is, is thans nog niet met zekerheid te zeggen. Een stelselmatig onderzoek is er nog niet naar ingesteld; uit de inzendingen, die wij op het Instituut ontvangen, blijkt, dat ze hier en daar optreedt (Oudewater, Elst, Groningen) en voorts, dat ook de meloen er door aangetast wordt. Ik acht het waarschijnlijk, dat ze ook bij augurken zal aangetroffen worden en dat zal blijken, dat ze meer verspreid is, dan men vermoedt. Verwisseling met

andere ziekten is niet licht mogelijk, alleen zou men ze kunnen verwarren met de door *Fusarium* veroorzaakte verwelkingsziekte. Het is daarom wel wenschelijk dat, waar planten onder de beschreven verschijnselen ziek worden, materiaal naar het Instituut voor Phytopathologie opgezonden wordt, opdat we mettertijd kunnen vaststellen of de ziekte zeer veelvuldig optreedt. Wat de te nemen maatregelen betreft, in dit opzicht maakt het weinig onderscheid of men met verticilliose of met fusariose te doen heeft.

Waar zieke planten tusschen de gezonden optreden, zullen de kweekers goed doen ze te verwijderen en liefst spoedig, want wacht men tot de planten gaan afsterven, dan is er veel kans, dat de zwam naar buiten treedt en tot sporenvorming overgaat. Hierdoor kan in korten tijd de besmetting van den bodem sterk toenemen, nog daar gelaten, dat ook directe besmetting van andere planten niet geheel is buiten gesloten (zooals blijkt uit de infectieproeven door middel van sporen). Het spreekt van zelf, dat men de zieke planten niet op de composthoop moet werpen, maar liefst verbranden.

Moeilijker wordt de zaak, indien de ziekte een grooten omvang aanneemt en een geheele cultuur met vernietiging zou bedreigen.

Uit den aard der zaak zijn ziekten, waarbij door een besmetten bodem wortelinfectie plaats vindt, zeer moeilijk direct te bestrijden. Toepassing van fungicide stoffen, ten einde organismen in den bodem te dooden heeft tot nog toe weinig hoopvolle resultaten opgeleverd; sterilisatie van den grond door verhitting — hier en daar in den tuinbouw met succes toegepast — zal naar 't mij voorkomt bij de komkommercultuur op zeer groote bezwaren stuiten. Hierbij werkt men immers in den regel met groote hoeveelheden broeimest; in de kassen worden de planten op verhoogingen uitgeplant, uit een mengsel van kleizodengrond en paardenmest bestaande, waarbij men later, als er aan de stengelvoet wortels zichtbaar worden successievelijk nog meermalen met hetzelfde mengsel den grond aan den stengelvoet ophoopt. Dat bij een d.g. cultuur het steriliseeren van den bodem waarin de planten wortelen vrijwel uitgesloten is, spreekt wel van zelf.

De eenige rationeele bestrijding, die er m.i. in dit geval

overblijft, is dat men tracht een variëteit te kweeken, die een hooge mate van resistentie tegen de verticilliose bezit. Men heeft, juist op het gebied der „wiltdiseases" in Amerika resultaten verkregen, die wel aanmoedigen op dezen weg voort te gaan. Deze resultaten zijn vooral dáárom belangrijk, omdat eenige van die variëteiten reeds gedurende tal van jaren hun weerstandsvermogen onverminderd hebben bewaard. In de Zuidelijke Vereenigde Staten wordt de katoencultuur zeer geschaad en hier en daar practisch onmogelijk gemaakt door „verwelkings ziekte" (Fusariose). Zoowel de „Upland Cotton" *(Gossypium hirsutum)* als de „Sea Island Cotton" *(Gossypium barbadense)* hebben er sterk van te lijden. Hier is Orton er in geslaagd variëteiten te kweeken, die naast andere gewenschte eigenschappen, ook een bijna volkomen resistentie tegen de fusariose bezaten: Na vijf jaar werken verkreeg hij een variëteit van de Upland Cotton, die hij in 1905 aan de praktijk kon overgeven en waarvan Orton in 1913, toen hij deze resultaten op de Conférence de Génétique te Parijs meedeelde, kon verklaren, dat ze thans in Z.-Carolina, Georgia en Alabama op groote schaal gekweekt werd en dat haar resistentie eer toe- dan afgenomen was. De methode, volgens welke Orton hierbij te werk ging is in beginsel eenvoudig genoeg: Men zoekt op sterk besmette velden, waar het meerendeel der planten afsterft, diegene uit die gezond blijven, verzamelt er zaad van en kweekt dit voort, eveneens op dóór en dóór besmetten bodem. Dan blijkt, dat slechts een gering percentage gezond blijft: het grootste deel der moederplanten, was waarschijnlijk toevallig aan de infectie ontsnapt. Met de weinige, die werkelijk resistentie vertoonen werkt men door tot men er in slaagt een aantal goed gefixeerde variëteiten met bijna volkomen resistentie tegen fusariose te kweeken en gaat vervolgens met dit materiaal op de andere gewenschte eigenschappen werken. In andere gevallen, b.v. bij de z.g. koeienboon („Cowpea", *Vigna Sinensis*) was het niet mogelijk exceptioneel resistente exemplaren te vinden; hier vond men echter tenslotte een bepaalde variëteit (die in een beperkt gebied in Centraal Zuid-Carolina gekweekt werd), welke vrijwel immuun was voor fusariose.

Ook bij ons te lande zullen we meer en meer in deze

richting moeten gaan werken, in al die talrijke gevallen, waar een directe bestrijding der ziekte niet mogelijk is of om hooge kosten of andere redenen is uitgesloten. Het is een gebied, waarop door samenwerking van den phytopatholoog, met den wetenschappelijk gevormden kweeker (die in staat moet zijn de eigenschappen der planten te beoordeelen in verband met de eischen der practijk), ongetwijfeld goede resultaten te verkrijgen zijn; tevens een gebied, waarop voor beiden hoogst interessante wetenschappelijke vraagstukken te vinden zijn.

De medewerking van den phytopatholoog zal vooral daar gewenscht zijn, waar men met reinculturen wil werken en kunstmatig infecties wil teweeg brengen, hetzij van den bodem, hetzij direct van de planten.

Orton noemt als een van de groote moeilijkheden, die zich bij dit werk voordoen: het vinden van dóór en dóór besmette stukken land, waar zoo veel mogelijk alle vatbare planten ziek worden; immers dit is noodzakelijk voor een goede vergelijking en om zooveel mogelijk overbodige arbeid, door voortwerken met toevallig aan de infectie ontsnapte planten, te vermijden. Volgens de in het voorafgaande beschreven bodembesmettingsproeven kan men echter hierbij ook een anderen weg inslaan: wanneer men zich op de boven beschreven wijze (zie bldz. 14 en 15) het entmateriaal verschaft kan men zich gemakkelijk, desnoods eenige duizende potten met gelijkmatig besmetten grond verschaffen; door hierin verschillende variëteiten van komkommers te kweeken kan men de meer of mindere vatbaarheid van verschillende variëteiten vergelijken en ook trachten exceptioneel resistente exemplaren te vinden.

Het komt mij voor, dat dit de eenige weg is, waarop, ook voor de practijk, belangrijke resultaten te verkrijgen zijn. Niet alleen voor de komkommers, doch ook voor de aardappelen, waarbij evenzeer een directe bestrijding der tracheomycosen vrijwel is uitgesloten.

Wageningen, Januari 1918.

RECHERCHES SUR LES TRACHEOMYCOSES:

VERTICILLIOSE DU CONCOMBRE

PAR H. A. A. VAN DER LEK,

Mycologue de l'Institut de Phytopathologie à Wageningen (Hollande).

(TEXTE ABRÉGÉ).

Introduction (I) *et remarques générales* (II et III).

Des recherches sur une maladie des végétaux ligneux m'ont amené à l'étude du genre *Verticillium*. En 1916 l' Institut reçut des concombres et des melons attaqués par la verticilliose, cequi me porta à étendre mes recherches aux végétaux herbacés. Je me propose de donner dans ce mémoire-ci les résultats obtenus dans ce domaine, comme première partie de recherches plus étendues. Un petit aperçu de la littérature sur le sujet et quelques remarques générales sur le parasite précèdent le rapport des expériences et des observations; une considération provisoire de la maladie étudiée et un chapitre sur le traitement en forment la fin.

Dans la liste des ouvrages cités figurent quelques mémoires se rapportant au genre *Acrostalagmus:* je me range du côté de KLEBAHN (1913), quand celui-ci prétend qu'il n'existe pas de différence générique entre les formes décrites sous les noms de *Verticillium* et *Acrostalagmus*. Dans les mémoires signalés, on a affaire sans doute à des trachéomycoses nettement caractérisées.

On a longtemps à tort combiné l'étude des trachéomycoses (fusarioses et verticillioses) et de la leptonécrose (maladie de l'enroulement des feuilles). L'étude fondamentale du verticilliose de la pomme de terre par REINKE et BERTHOLD (1879) a paru sous le titre „Die Kräuselkrankheit der Kartoffel". Divers auteurs prirent la vraie leptonécrose pour „une phase amycélienne" des trachéomycoses („Pilzloses Folgestadium"). On sait maintenant que ces maladies n'ont aucun rapport entre elles (QUANJER c.s., ORTON). Ce n'est qu'après 1900 que l'étude des verticillioses fut poursuivie. Aux États Unis on observe cette maladie chez la pomme de terre (importée de l'Europe?), le *Solanum melongena* et *Hibiscus esculentus,* en Europe chez la pomme de terre et le Dahlia. En général les symptômes de la maladie tant extérieurs qu'intérieurs, n'ont guère attiré l'attention; on rencontre seulement des données d'une certaine valeur à ce sujet chez KLEBAHN (1913) et PETHYBRIDGE (1916).

Nous insisterons quelque peu sur le caractère pathogène du cham-

pignon et sur les expériences d'inoculation faites par les auteurs pour le démontrer: Les expériences de Reinke et Berthold, quoique ayant pour la plupart donné des résultats positifs, n'ont pas une valeur indiscutable, n'ayant pas été faites à l'aide de cultures pures; toutefois elles fournissent des indications précieuses. Des spores provenant de plantes malades furent inoculées dans des blessures faites dans les tiges; les expérimentateurs remarquèrent déjà que l'infection ne se déclarait que lorsque l'incision pénétrait jusqu'aux vaisseaux. Reinke et Berthold sont les seuls qui aient fait mention dans la littérature d'une inoculation de spores dans des tiges, effectué avec succès. Ils inoculèrent également le sol et remarquèrent que les plantes furent attaquées de cette manière aussi par la maladie.

Spieckermann (1910) a infecté des tiges de pomme de terre avec du mycélium; il a obtenu des résultats positifs et a observé qu'il existe une grande différence quant à la sensibilité des différentes variétés. Wollenweber et Schlumberger (1911) qui essayèrent d'infecter des tubercules, des tiges et des racines en pratiquant l'injection de spores n'obtinrent pas de résultats positifs. Wollenweber (1913) a réussi à infecter des plantes avec du mycélium. Pethybridge (1916), qui fit aussi une étude minutieuse de la localisation du champignon dans les tubercules pendant l'hivernage obtint des résultats analogues. Klebahn (1913) en étudiant une maladie du Dahlia, isola un champignon qu'il nomma *Verticillium Dahliae* lequel offre quelques dissemblances peu importantes avec le *Verticillium alboatrum*. Il inocula le mycélium à quelques plantes et en démontra le caractère pathogène. Il émit quelques considérations dignes de remarque sur l'anatomie et la physiologie pathologique.

La verticilliose des cucurbitacées n'était pas encore connue quand j'entamai mes recherches. Le mémoire de Lindfors (1917) parut pendant la rédaction de mon mémoire; il signale la présence de cette maladie en Suède. On la rencontre probablement aussi en France:

Arnaud (1915) observa une maladie du melon, causée par un champignon, désigné comme *Staurophora radicicola*, qui forme de petits sclérotes dans les tissus de cette plante. Les figures (p. 283) font soupçonner qu'il eut affaire à la verticilliose et l'auteur lui-même met la maladie en rapport avec *l'Acrostalagmus Vilmorinii* Quéguen (= *Verticillium Vilmorinii*).

Le *Verticillium alboatrum* est très vraisemblablement un champignon du sol. Dale (1912) prétend l'avoir isolé, fait mis en doute par Pethybridge et à juste titre. La pomme de terre ainsi que le Dahlia offrent l'occasion au champignon d'abandonner sa vie de saprophyte dans le sol, en lui permettant d'hiverner dans les tubercules. Il se forme cependant dans les parties aériennes de la plante un mycélium de repos qui rentre dans le sol et l'infecte. De là provient une nouvelle infection des plantes par les racines. Le champignon se limite dans son premier stade aux vaisseaux ligneux, ne pénétrant pas jusqu'aux éléments vitaux. On ne sait pas exactement comment il se nourrit dans ce stade. Klebahn dit qu'il vit d'abord en véritable saprophyte à l'intérieur de la plante. Cependant cette

assertion me paraît sujet à caution; en effet, différents faits tendent à prouver que le champignon commence déjà à attaquer la plante dans ce stade (coloration jaune-brun des parois des vaisseaux et perforation de ceux-ci, formation anormale et intense de thylles chez les concombres). Le champignon secrète vraisemblablement des matières (toxines) qui exercent une action corrosive sur les parois des vaisseaux, et qui, entrainées sans doute par le courant de sève, ne tardent pas à produire un commencement d'intoxication de toute la plante.

Observations et expériences (IV et V).

1916.

En 1916 l'Institut reçut des concombres et des melons malades; on constata dans ces plantes le mycélium de *Verticillium alboatrum* et isola ce champignon. On fit des essais d'infection sur des concombres et aussi quelques essais sur des pommes de terre, afin de déterminer si le champignon se spécialisait en espèces biologiques.

Essais faits avec des concombres:

A. Un sol stérilisé fut infecté en y mélangeant des parties de plantes de concombres malades dont nous venons de parler; deux grands pots furent remplis de ce sol. On y éleva cinq plantes qui toutes au bout de quelques mois présentèrent les phénomènes caractéristiques de la verticilliose; le champignon fut isolé de nouveau de ces plantes.

On fit toutes les autres infections artificielles au moyen de cultures pures. En partie cette matière fut cultivée pendant plus d'une année en culture pure. Les générations successives de ces cultures deviennent de plus en plus blanchâtres (phénomène décrit par Pethybridge [1916]), causé par l'arrêt de la formation d'hyphes noires dans le substratum.) Le pouvoir pathogène de ces cultures n'était absolument pas diminué.

B. On inocula 14 plantes de concombre au pied de la tige, avec des cultures pures placées dans des incisions profondes faites jusqu'aux vaisseaux; 7 de ces plantes furent inoculées avec le *Verticillium alboatrum* isolé sur des plantes de concombres, 7 avec le champignon de la pomme de terre. Toutes ces plantes présentèrent peu à peu les symptômes caractéristiques de la maladie. Aucune différence ne put être observée entre les deux séries de plantes; le champignon fut isolé de nouveau des plantes malades dans beaucoup de cas.

C. 6 plantes furent cultivées en pot dans un sol infecté par des cultures pures de même origine. Ces plantes devinrent peu à peu malades au bout de 2 à 3 mois; en général les symptômes ne paraissaient pas si vite et semblaient être moins graves que chez les plantes de la catégorie précédente. Pourtant la verticilliose était facile à reconnaître dans ces cas aussi.

Essais avec des pommes de terres (Pl. I):

A. On cultiva 30 plantes provenant de 10 tubercules de façon à obtenir 10 groupes de trois plantes parfaitement comparables. Ces plantes, on les inocula au pied de la tige au moyen de cultures pures:

a) 10 plantes avec le champignon isolé sur pomme de terre.
b) 10 „ „ „ „ „ „ concombre.
c) 10 plantes ne furent pas inoculées; on les cultiva à part pour s'en servir comme plantes de contrôle.

Les plantes de la catégorie *a* et *b* devinrent toutes malades dans le cours de quelques semaines et périrent l'une après l'autre. Les plantes de contrôle ne montrèrent aucune anormalité. (Voir pour plus de détails Pl. I avec explications.)

B. On fit un essai d'infection de terre avec six groupes de trois-plantes cultivées en pots remplis de sol infecté au moyen de cultures pures. Le résultat fut analogue en grands traits; il serait cependant désirable que l'essai fût répété, car on commença cet essai à une époque trop avancée de la saison et le *Phytophthora infestans* y occasionna beaucoup de dégâts.

1917.

Les essais furent répétés et étendus; on effectuait aussi à l'aide de spores des essais d'infection (sur les concombres) dont le résultat fut positif. Les circonstances ne permettant pas d'utiliser de grandes quantités de gaz nous empêchèrent de stériliser du sol. Pour cette raison une partie des plantes fut cultivée dans du terreau de forêt (non stérilisé) et l'autre dans du sable pur enrichi de sels nutritifs. La première méthode ne me paraît pas être recommandable: une des plantes de contrôle se trouva également attaquée par la verticilliose. A cause du manque de terre stérilisée il ne fut pas possible d'approfondir les recherches sur l'infection du sol. La culture dans du sable enrichi des sels nutritifs réussit passablement; il va sans dire que ce procédé là ne permet pas de pousser plus loin l'étude de l'infection du sol. Mon impression générale est que les plantes cultivées dans du sable furent plus sensibles à l'infection que celles qui furent cultivées dans du terrau. La différence se montre surtout clairement en cas d'infection par les spores. Du reste les expériences ont été faites encore en nombre trop restreint pour pouvoir en tirer des conclusions avec certitude. En 1917 tous les essais d'inoculation furent effectués avec le champignon isolé sur les pommes de terre. Puisque le but principal fut d'étudier plus en détail les symptômes et le caractère de la maladie, les phénomènes présentés par chaque plante en particulier sont exactement décrits dans le texte hollandais, ce qui est impossible dans un résumé rapide; on pourra se rapporter aux planches avec explications, comme au paragraphe VII.

VI.

Considérations générales sur le caractère de la maladie.

On s'est accoutumé à désigner les maladies comme la verticilliose ainsi que la fusariose, caractérisées par la pénétration d'un champignon du sol dans les vaisseaux du bois des plantes, sous le nom de „Maladie de la flétrissure" dans différentes langues. (En allemand „Welkekrankheiten", en anglais „Wilt diseases"). A mon avis ce

terme est mal choisi. Les phénomènes de flétrissure peuvent se manifester dans les cas pathologiques les plus divers; ils ne sont souvent que la conséquence d'une rupture d'équilibre passagère entre l'absorption et la transpiration. Ils sont donc peu propres à caractériser une maladie. Sans compter qu'il n'apparaît pas très souvent des phénomènes de flétrissure proprement dits dans cette maladie.

Mon étude personnelle de la maladie ainsi que la littérature sur ce sujet (voir p. e. PETHYBRIDGE [1916, p. 66]) me montrèrent plus clairement ce fait. On peut ramener la considération usuelle aux faits suivants: le champignon végète dans les vaisseaux du bois et les obstrue; il s'ensuit que la plante va souffrir du manque d'eau et présentera par conséquent des phénomènes de flétrissure. Je suis cependant d'avis que ces considérations sont trop superficielles, trop mécaniques, et qu'elles répondent mal aux faits.

Si l'on examine des plantes même très malades, il est frappant de remarquer que l'on ne peut constater que de petites quantités de mycélium, quantités trop faibles pour occasionner véritablement une obstruction dans les vaisseaux. KLEBAHN l'a également observé chez la verticilliose du Dahlia (voir la citation page 29 du texte hollandais).

Nous pouvons nous répresenter de différentes façons l'entrave apportée à l' ascension de l'eau. Il n'est pas impossible en premier lieu que l'absorption diminue par suite de dégâts occasionnés aux radicelles. ORTON (1913 p. 10) les signale dans la fusariose de la *Vigna Sinensis* et le fait mérite d'être examiné dans l'étude de la verticilliose.

Cette supposition n'est cependant pas vraisemblable pour le cas que nous étudions, parceque les mêmes phénomènes se manifestent lors de l'infection à la base de la tige (qui laisse intact tout le système radiculaire). De plus il est fort possible que la présence de quantités relativement minimes de mycélium dans les vaisseaux peut entraver l'ascension de la sève même si nous la considérons comme un procès purement mécanique et ceci nous paraîtra d'autant plus probable si nous admettons, ainsi que l'indiquent beaucoup de faits, que les éléments vivants du bois doivent concourir au maintien du courant de sève. Il est inadmissible de considérer le champignon dans ce premier stade, comme un endosaprophyte; comme le fait KLEBAHN (1913 p. 62); tout indique qu'il secrète des matières nocives pouvant donc très bien affaiblir les éléments vivants. Ces sécrétions entraînées par la sève ascendante peuvent en outre attaquer le parenchyme des feuilles et diminuer de la sorte leur pouvoir d'aspiration. Pour ramener ces différents facteurs à leur juste valeur il sera nécessaire d'étudier la physiologie de la plante saine et de la comparer avec celle de la plante malade. Cependant, il me semble que plusieurs faits indiquent une autre solution.

La pression des racines joue vraisemblablement le plus grand rôle dans la transpiration des concombres, si bien que l'infection de la tige ne constitue pas une raison physiologique de la diminution de la transpiration. Un examen minutieux des plantes malades nous donne également une idée différente du processus de la maladie. Je

procédais de la façon suivante, afin de réaliser exactement la dispersion et la quantité de mycélium présent dans une plante malade: On prit par ci par là une feuille dont le pétiole (après stérilisation externe) fut déposé dans un tube rempli à demi d'agar; le limbe fut séché afin qu'on pût connaître exactement l'état dans lequel se trouvait la feuille. On pouvait toujours constater de cette manière que le champignon avait déjà pénétré dans la feuille quand l'aspect de celle-ci était à peine suspect. Loin de toute flétrissure ou dépérissement, l'aspect de la feuille présentait seulement une décoloration à peine visible. La feuille ne montre donc aucune perte de turgescence alors que le pétiole est envahi par le mycélium, bien que tout le système vasculaire depuis la base de la tige jusqu'au limbe soit en proie au parasite. Les symptômes de la maladie n'apparaissent que lorsque le champignon pénètre dans les tissus parenchymateux; les feuilles se flétrissent donc par suite de la mortification et non inversément.

Ces constatations sont en concordance avec celles de KLEBAHN (voir page 32 du texte hollandais) qui s'en tint cependant à la théorie de la flétrissure.

La verticilliose serait alors une sorte de maladie des feuilles, comparable jusqu' à un certain degré à la maladie du *Phytophthora* chez la pomme de terre.

Le parasite pénètre cependant, en cas de verticilliose, dans les feuilles par les racines et la tige. Le cas s'est répété en Hollande: des cultivateurs intelligents, aspergeaient à la bouillie bordelaise des plantes de pomme de terre souffrant de la verticilliose, croyant avoir affaire au *Phytophthora*.

Cette confusion est due en partie à une certaine concordance entre les phénomènes extérieurs qui n'est guère qu'une ressemblance entièrement superficielle; elle est surtout provoquée par le dépérissement partiel des feuilles (Voir p.e. Pl. V fig. 12):

On le constate également dans la verticilliose de la pomme de terre et je trouve dans un traité de HARTER et FIELD (1914) qu'il en a été observé de même pour la fusariose: „Ce dépérissement partiel des feuilles est caractéristique pour la plupart des maladies de la flétrissure." Tout ceci nous oblige, à mon avis, de réformer nos conceptions de ces maladies sur la base de recherches expérimentales étendues.

VII.

Traitement de la maladie.

On peut difficilement songer à employer des moyens directs de lutte contre la maladie, dont le parasite attaque les racines des plantes. Comme règle générale, on trouve les plantes malades disséminées parmi les plantes saines; il est recommandable de les écarter et de les détruire aussi rapidement que possible, car les spores se forment sur les parties dépérissantes. La lutte devient plus difficile si la

maladie vient à s'emparer d'une culture entière en la contraignant au dépérissement. La stérilisation du sol par l'emploi d'antiseptiques ou par la chaleur doit sûrement se heurter à de grands inconvénients dans la culture des concombres, surtout dans les grandes cultures en serre où l'on fait usage de terreau de gazon et d'une grande quantité de fumier de couche. A mon avis le moyen tout indiqué de combattre la maladie consiste dans la création de variétés résistantes. C'est en Amérique spécialement qu'on a obtenu des résultats très encourageants, justement au sujet des „wilt diseases", surtout intéressants parce que certaines des variétés sélectionnées ont pu conserver leur force de résistance pendant de nombreuses années. Orton (1913) cite comme une des plus grandes difficultés qui se présentent dans ce travail: la découverte de terrains uniformément et fortement infectés, où toutes les plantes succeptibles d'infection sont atteintes autant que possible ceci est nécessaire pour établir une juste comparaison et pour éviter un travail superflu en poursuivant la sélection des plantes qui auraient pu échapper par hasard à la contamination. On peut adopter ici une autre voie suivant les essais d'infection du sol. (Voir mes descriptions antérieures de ces essais.) On peut facilement acquérir la matière nécessaire pour se procurer un grand nombre de couches ou de pots remplis d'un sol régulièrement contaminé. Ainsi l'on pourra établir une comparaison plus parfaite entre différentes variétés que l'on ne saurait faire sur un sol infecté naturellement. D'autre part la découverte d'exemplaires exceptionnellement résistants n'est pas du tout exclue si l'on effectue les essais sur une échelle assez étendue. Il me semble que c'est là l'unique voie qui pourra livrer des résultats importants pour la pratique dans le domaine de ces maladies, surtout si le phytopathologue cherche la collaboration de la génétique, qui doit surtout être au courant des exigences de la pratique, pour les méthodes de culture et des variétés cultivées.

Wageningen, janvier 1918.

LITERATUUR.

1879. Reinke und Berthold, Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze; Berlin, 1879.

1902. Orton, W. A., Some diseases of the Cowpea; U. S. Department of Agriculture, Bureau of plant industry Bulletin no. 17.

1903. Appel, O., „Kartoffelkrankheiten und Einmieten der Kartoffeln" Königsberger Land- und Forstwirtschaftliche Zeitung für das nord-östliche Deutschland, 1903.

1904. Van Hook, J. M., Some Diseases of Ginseng (Panax quinquefolium); Cornell University Agricultural Exp. Station Bulletin no. 219.

1906. Guéguen, M. F., Acrostalagmus Vilmorinii n. sp., Mucédinée produisant une maladie à sclérotes du collet des Reines- Marguerites; Bull. Soc. myc. de France, t. XXII (1906).

1907. Aderhold, R., Ueber eine Trombose der Johannis- und Stachelbeere; Mitteilungen aus der K. Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft, Heft 4.

1910. Rankin, W. H., Root rots of ginseng; Spec. crops. n. ser. Bd. 9. 1910.
Spieckermann, A., Beiträge zur Kenntniss der Bakterienring- und Blattrollkrankheiten der Kartoffelpflanze; Jahresbericht des Ver. für angewandte Botanik, 8 Jhrg.

1911. Wollenweber und Schlumberger, Infektionsversuche mit Kartoffelbewohnenden Pilzen; Mitteilungen der Kaiserlichen Biolologischen Anstalt. Heft 11.

1912. Dale, E., On the cause of blindness in potato tubers; Annals of Botany Bd. 26.
Dale, E., On the Fungi of the soil. I. Sandy Soil; Annales Mycologici, X.

1913. Klebahn, H., Eine Verticillium-krankheit auf Dahlien; Mycologisches Centralblatt, Bd. III, Heft 2.
Orton, W. A., The development of disease resistant varieties of plants; IVe Conférence internationale de Génétique, Paris 1911, Comptes rendus et rapports p. 247.
Wollenweber, Pilzparasitäre Welkekrankheiten der Kulturpflanzen; Berichte der deutschen bot. ges. Bd. 31.

1914. Orton, W. A., Potato wilt, leaf-roll and related diseases; Bull. of the U. S. Dep. of Agriculture, Bureau of Plant Industry, No. 64.

1914. Orton, W. A., The fungus genus *Verticillium* in its relation to plant diseases, Report of the fifth annual meeting of the American Phytopathological Society, Phytopathology IV.

1914. Harter und Field., Die Welkekrankheit der Süsskartoffel (Ipomoea batatas); Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten, Bd. XXIV (1914).

1915. Arnaud, G., Maladies de l'asperge et du melon. Annales du Service des Epiphyties, Tome II.

1916. Pethybridge, G. H., The Verticillium disease of the potato. The scientific proceedings of the Royal Dublin Society, Vol. XV, (N. S.) No. 7.

1917. Lindfors, T., Om Vissnesjuka hos Gurkor förorsakad av Verticillium alboatrum Rk. & Berth.; Meddelande N:r. 159 fran Centralanstalten för försöksväsendet pa jordbruksomradet. Botaniska avdelningen, N: r. 13.

VERKLARING DER FIGUREN.

Algemeene opmerkingen.

De eigenaardige verkleuringen: verbleeken van het groen, vergelen en bij het verdrogen, bruin worden der bladeren of gedeelten er van, behooren tot de meest karakteristieke symptomen der verticilliose, vooral in de beginstadiën, voor er uitwendig nog turgorverlies is waar te nemen. Het is echter zeer moeilijk deze verkleuringen in een photographisch beeld vast te leggen. Ik gebruikte voor dit doel kleurgevoelige platen en een geel filter en verkreeg zoodoende in sommige gevallen eenigszins het gewenschte resultaat (zie b.v. Pl. III en Pl. V, blad *b*). Ik werd bij dit werk bijgestaan door den bediende J. Boekhorst, die verscheidene photographieën geheel zelfstandig vervaardigd heeft.

Daar de Fransche tekst van de verhandeling zeer bekort is heb ik de verklaring der platen, in het Fransch wat uitvoeriger gegeven.

EXPLICATION DES FIGURES.

Remarques générales: La décoloration particulière des feuilles, qui montrent en général des parties jaunissantes et brunissantes est un des symptômes les plus caractéristiques de la verticilliose, surtout dans le début de la maladie, quand il n'est pas encore possible de constater extérieurement une perte de turgescense. Cependant il est extrêmement difficile de reproduire ces décolorations par la photographie. Je me suis servi à cet effet des plaques orthochromatiques et d'un filtre jaune. Aussi j'ai obtenu en quelques cas à peu près le résultat désiré (p. e. pl. III et pl. V).

Je fus assisté chez ce travail par l'aide de laboratoire J. Boekhorst.

Comme le texte français du traité a été beaucoup abrégé, je suis entré un peu en détails pour l'explication des planches en français.

Plaat I.

Fig. 1 en 2. Vier aardappelplanten, uit één knol gekweekt. Hiervan werd 9*d* niet geïnfecteerd; de drie overige werden even boven den stengelvoet geïnfecteerd:

9*a* (fig. 1 rechts) met een reincultuur van *Verticillium*, uit kersenboom geïsoleerd;

9*b* (fig. 2 links) met een reincultuur van *Verticillium*, uit komkommer geïsoleerd.

9*c* (fig. 1 links) met een reincultuur van *Verticillium*, uit aardappel geïsoleerd.

Zie verder bladz. 16.

Fig. 3 geeft een overzicht over de geheele proef; van links naar rechts, de reeksen *a*, *b*, *c* en de contrôle planten.

Planche I.

Fig. 1 et 2. Quatre plantes de pomme de terre provenant d'un même tubercule. La plante 9*d* n'a pas été inoculée; les autres ont été inoculées un peu au-dessus du pied de la tige, à l'aide de:

pour 9*a* (fig. 1 à droite), une culture pure de *Verticillium* provenant de cerisier,

9*b* (fig. 2 à gauche), une culture pure de *Verticillium* provenant de concombre,

9*c* (fig. 1 à gauche), une culture pure de *Verticillium* provenant de pomme de terre.

Les trois plantes sont devenues très malades; on peut observer que le processus suit en général une progression de bas en haut. On n'observe pas une véritable flétrissure mais un dépérissement successif des feuilles. Les tiges latérales qui se trouvent en dessous du point d'infection sont moins fortement malades bien que cependant déjà attaquées. Il y a peu de différence entre l'état des trois plantes infectées.

Fig. 3 donne une vue d'ensemble de l'essai; de gauche à droite: les séries *a* (voir ci-dessus), puis *b*, *c* et les plantes contrôle.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Plaat II.

Plaat II.

Fig. 4. Gedeelte van een door *Verticillium alboatrum* aangetaste komkommerplant: twee afgestorven bladeren, waarvan de bladstelen en ook de hoofdnerven zich zwart gekleurd hebben; daarop hebben zich conidiëndragers ontwikkeld. Beziet men den bladsteel met de loupe dan krijgt men het beeld van:

Fig. 5. Een deel van een der bladstelen zichtbaar op fig. 4; ongeveer 6 × vergroot. De conidiëndragers doen zich voor als een uiterst fijne dauw; men ziet zeer kleine druppeltjes, waarvan de grootere onstaan door samensmelting van de ronde slijmkopjes afgebeeld op:

Fig. 6. Conidiëndragers van *Verticillium alboatrum,* sterk vergroot (± 550 ×); de kransgewijs geplaatste zijtakjes vormen conidiën, waarvan er een aantal, door een slijmachtige substantie bijeengehouden, ronde knopjes vormen aan de uiteinden der takjes.

Planche II.

Fig. 4. Fragment de plante de concombre attaquée par le *Verticillium alboatrum:* deux feuilles mortes, dont le pétiole et les nervures principales se sont colorés en noir; dans un atmosphère humide des conidiophores se développent sur ces parties. Examine-t-on le pétiole à la loupe on découvre:

Fig. 5. Une partie du pétiole, grossi environ six fois. Les conidiophores se présentent sous l'aspect d'une rosée extrêmement fine; on observe de très petites gouttelettes, dont les plus grosses se forment par fusion des petites têtes rondes et visqueuses figurant sur la photographie suivante:

Fig. 6. Conidiophores du *Verticillium alboatrum,* vues sous une amplification plus grande (550 ×). Les petites branches latérales disposées en couronne, forment des conidies dont quantité cependant, unies par une substance visqueuse forment des petites têtes rondes au sommet de ces branches.

Fig. 4.

Fig. 5.

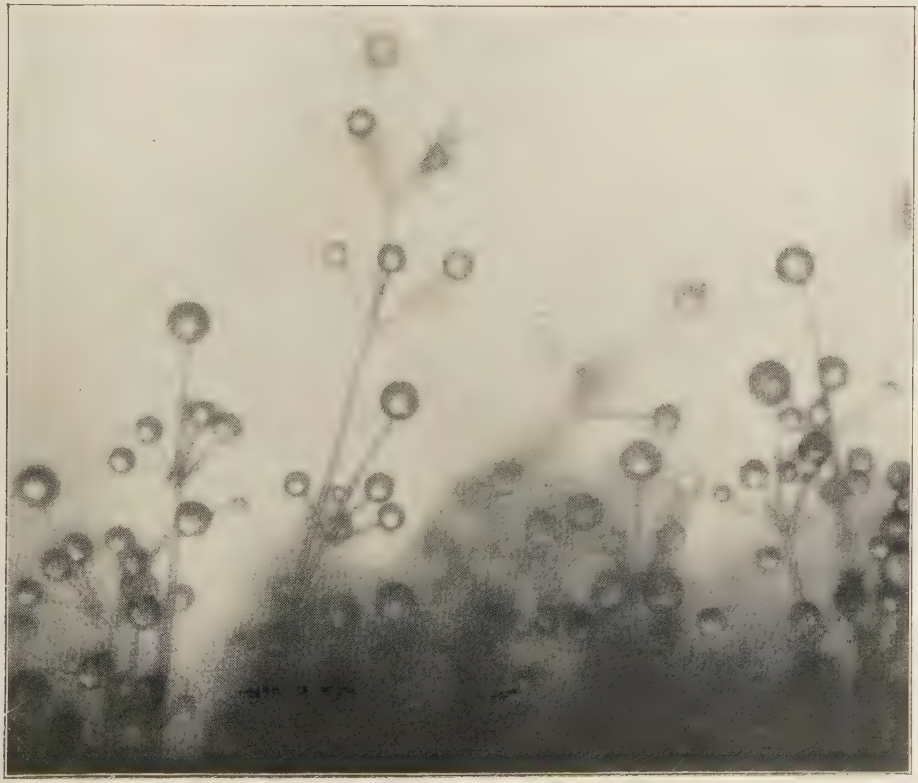


Fig. 6.

PLAAT III.

Plaat III.

Fig. 7. Komkommerplant, bij (×) geïnfecteerd met mycelium uit een reincultuur van *Verticillium alboatrum,* geïsoleerd uit aardappelplant; gephotographeerd vier weken na de infectie. De hoofdstengel is reeds bijna geheel afgestorven, de zijstengel vlak onder de infectieplaats begint nu eerst ziek te worden; het meest naar voren gekeerde blad is reeds duidelijk verbleekt.

Planche III.

Fig. 7. Plante de concombre, inoculée en × avec du mycélium provenant d'une culture pure de *Verticillium alboatrum,* isolé sur pomme de terre; photographiée quatre semaines après l'inoculation. La tige principale est déjà presque entièrement morte; la tige latérale immédiatement en-dessous de l'endroit d'inoculation commence seulement à devenir malade. On voit que la feuille dont la face est le plus tourné vers l'avant est déjà distinctement pâlie.

Fig. 7.

Plaat IV.

Plaat IV.

Drie komkommerplanten, geïnfecteerd met mycelium uit reinculturen van *Verticillium alboatrum,* in verschillende stadiën der ziekte, benevens een niet geinfecteerde plant.

Fig. 8, (no. 2). Zandcultuur; plant geïnfecteerd aan den stengelvoet: zij is zoo goed als afgestorven, ruim een maand na de infectie.

Fig. 9, (no. 5). Zandcultuur; plant geïnfecteerd bij ×; van daar uit is de aantasting naar boven voortgegaan. Gephotographeerd ruim een maand na de infectie (zie verder bldz. 22).

Fig. 10, (no. 24). Cultuur in bladaarde; plant geïnfecteerd even boven den stengelvoet. Gephotographeerd drie weken na de infectie: het laagste blad vertoont duidelijk het partieel afsterven van de bladschijf, het tweede blad is reeds heviger aangetast.

Fig. 11, (no. 25). Zandcultuur, niet geïnfecteerde plant.

Planche IV.

Trois plantes de concombre, inoculées avec du mycélium d'une culture pure de *Verticillium alboatrum,* à des stades d'infection différents; en outre une plante de contrôle.

Fig. 8, (no. 2). Plante cultivée sur sable pur enrichi de sels nutritifs, inoculée au pied de la tige, photographiée environ un mois après l'inoculation. La plante peut être considérée comme morte.

Fig. 9, (no. 5). Même culture; inoculée environ à mi-hauteur (×), photographiée un bon mois aprés l'inoculation. L'attaque a procédé du lieu d'inoculation vers le haut. A remarquer la différence entre les feuilles *a* et *b*; cette dernière est déjà faible et décolorée: le lobe droit de la feuille (tourné vers l'avant) est encore en bon état, le lobe médian déjà fortement attaqué.

Fig. 10, (no. 24). Plante cultivée sur du terreau, inoculée un peu au dessus du pied de la tige; photographiée trois semaines après l'inoculation. Le dépérissement partiel des feuilles est nettement visible sur la feuille inférieure, la seconde feuille est déja fortement attaquée.

Fig. 11, (no. 25). Plante cultivée sur sable pur avec des sels nutritifs; pas inoculée.

Fig 8.

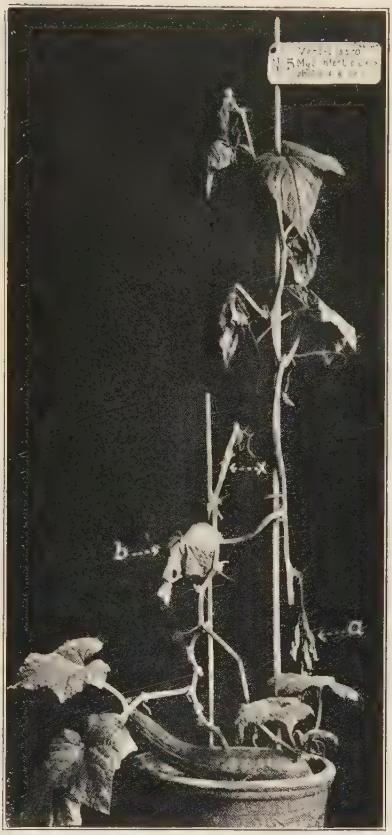


Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

PLAAT V.

Plaat V.

Fig. 12. Komkommerplant, gekweekt in zuiver zand met voedingszouten, aan den stengelvoet geïnfecteerd met sporen uit een reincultuur van *Verticillium alboatrum;* vijftien dagen later gephotographeerd. (Zie blz. 24 en 25.)

Planche V.

Fig. 12. Une plante de concombre, cultivée dans du sable pur enrichi de solutions nutritives, infectée à la base de la tige à l'aide de spores, originaires d'une culture pure de *Verticillium alboatrum* isolé de pomme de terre; photographiée quinze jours après l'infection.

Cette figure offre une image nette des symptômes caractéristiques de la verticilliose. La feuille *a*, placée à une hauteur quelconque, fut la première attaquée par la maladie. La figure la montre à peu près dépérie et commençant à se dessécher; Pourtant, le pétiole est encore en état de turgescence, cequi indique que nous n'avons pas affaire à une simple flétrissure. La feuille *b* est attaquée d'abord dans la partie tournée vers le devant; l'autre moitié (détournée de l'observateur) est encore verte et turgescente.

Fig. 12.

Plaat VI.

Plaat VI.

Drie komkommerplanten, geïnfecteerd door middel van sporen uit reinculturen van *Verticillium alboatrum,* geïsoleerd uit een zieke aardappelplant; benevens een gezonde plant.

Fig. 13, (no. 23). Gekweekt in bladaarde, geïnfecteerd even boven den stengelvoet; gephotographeerd ruim twee weken na de infectie. De plant is snel en hevig ziek geworden en vertoont zelfs verwelking van den top.

Fig. 14, (no. 12). Zandcultuur; geïnfecteerd aan den stengelvoet, gephotographeerd ruim twee weken na de infectie. In hoofdzaak dezelfde verschijnselen; men merke op, dat de onderste bladeren, ofschoon bóven de infectieplaats gelegen er geheel normaal uitzien.

Fig. 15, (no. 19). Gekweekt in bladaarde, geïnfecteerd aan den stengelvoet; gephotographeerd ruim twee weken na de infectie; de plant vertoont een beginstadium. Men merke op, dat het onderste en het bovenste deel een normaal uiterlijk vertoonen, het middenste gedeelte draagt eenige „verwelkte" bladeren.

Fig 16 (no. 27), contrôleplant, in bladaarde gekweekt; gezond.

Planche VI.

Trois plantes de concombres, infectées au moyen de spores originaires d'une culture pure de *Verticillium alboatrum,* isolé d'une plante de pomme de terre malade, et une plante de concombre non infectée.

Fig. 13, (no. 23). Plante cultivée en terre végétale; infectée à un endroit de la tige un peu au-dessus du pied; photo prise un peu plus de quinze jours après l'infection. La maladie se déclara rapidement et fut grave: le sommet de la tige montre des symptômes de flétrissure.

Fig, 14 (no. 12). Plante cultivée dans du sable; infectée au pied de la tige; photo prise un peu plus de quinze jours après l'infection. En grande traits on pourra constater les mêmes phénomènes que ceux de fig. 13. A remarquer que les feuilles situées tout près du pied de la tige ont l'extérieur tout à fait normal.

Fig. 15, (no. 19). Plante cultivée en terre végétale; infectée au pied de la tige; photo prise plus de quinze jours après l'infection; la plante est au premier stade. A remarquer que le haut et le bas de la tige ont l'extérieur normal, la partie moyenne seule a quelques feuilles „flétries".

Fig. 16, (no. 27). Plante de contrôle cultivée en terre végétale: non infectée, aucun symptôme de maladie.

Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.

INSTITUUT VOOR LANDBOUWWERKTUIGEN EN -GEBOUWEN.

EEN VERBETERING VAN HET GRAAN-TRANSPORT IN GRAANMALERIJEN [1])

DOOR

Ir. M. W. POLAK w.i.

Toen de coöperatieve landbouwvereeniging „de Bilt en Omstreken" te Bilthoven in 1916 de hulp inriep van het Instituut voor Landbouwwerktuigen en -Gebouwen bij de stichting van een coöperatieve malerij en veekoekenfabriek, was ik bij het ontwerpen dezer inrichting in de gelegenheid een denkbeeld ten uitvoer te brengen, dat mij reeds lang een verbetering had toegeschenen. Hiertoe werkte mede, dat de bouwcommissie er bij de besprekingen bij mij op aandrong, het ontwerp zoodanig te maken, dat het transport der goederen zooveel mogelijk machinaal zou geschieden en dat handenarbeid, waar het eenigszins kon, moest worden vermeden.

Hoewel tengevolge van de tijdsomstandigheden de fabriek nog altijd niet in vol bedrijf heeft kunnen werken, kon toch bij de enkele partijen graan, die af en toe verwerkt werden, voldoende blijken, dat de bedoelde verbetering voorloopig goed aan het doel beantwoordde, zoodat ik meende, met het oog op het eventueel nut van deze inrichting voor later te stichten bedrijven, met het geven van een beschrijving van dit onderdeel, niet langer te moeten wachten. De verdere inrichting der fabriek laat ik dus hier onbesproken.

In onze coöperatieve malerijen (de zeer kleine en de

[1]) Hierbij wordt gedacht aan malerijen ten behoeve van het landbouwbedrijf.

primitief gebouwde buiten beschouwing gelaten) wordt het machinale graantransport reeds algemeen en min of meer volledig toegepast. Bij goed uitgevoerde inrichtingen wordt de handenarbeid hierdoor ten zeerste beperkt, maar bij de gebruikelijke wijze van inrichting, zooals ik die ook in vele malerijen heb aangetroffen, blijft er één punt over, waar de machinale verplaatsing hokt en waar handenarbeid te hulp moet komen. Indien wij even in hoofdtrekken in herinnering brengen, wat met een goede transportinrichting moet kunnen worden bereikt en welken weg het graan heeft af te leggen, wordt dit punt van zelf aangewezen.

Het graan moet kunnen worden opgeborgen op zolders die in verschillende vakken (voor berging der verschillende graansoorten) zijn verdeeld en moet van uit die vakken (of ook direct) naar de maalstoelen kunnen worden gevoerd om gemalen te worden. Bovendien moet men, met het oog op het broeien, het graan van één vak naar een ander vak kunnen verplaatsen, om door dit „omwerken" gevaar voor broeien te kunnen voorkomen. Verder stelt men dikwijls den eisch, dat het graan voordat het op de zolders komt wordt gewogen en gereinigd. *De transportinrichting moet dit alles mogelijk maken* en heeft dus voor de volgende punten te zorgen:

1. Het van buiten aangevoerde graan moet worden *opgevoerd* en gestort in een automatisch werkend weegtoestel, vanwaar het kan vallen in een daaronder geplaatste reinigingsmachine; daarna moet het gereinigde graan weer worden opgevoerd om vervolgens over de zolders te kunnen worden verdeeld. Voor dit twee keer opvoeren dienen twee elevatoren en, indien de inrichting dit eischt, bovendien een transportschroef, die het graan naar de eerste elevator voert. (Op Pl. VII is alleen de tweede elevator aangegeven).

2. De *verdeeling* moet zoodanig kunnen geschieden, dat elk willekeurig graanvak kan worden gevuld, terwijl ook het graan direct naar de karen boven de maalstoelen moet kunnen worden gevoerd.

Hiertoe zijn één of meer transportschroeven (zie Pl. VII) boven in het gebouw aanwezig, waarin de tweede elevator het graan kan storten. Deze schroeven zijn op verschillende plaatsen van afvoerkokers (stortpijpen) voorzien, die door schuiven zijn afgesloten. Door de betreffende schuif te

openen stort men in het gewenschte graanvak, of in de karen boven de maalstoelen.

3. *Uit elk vak* moet het graan machinaal *naar de maalstoelen kunnen worden gebracht.*

Dit geschiedt door het graan door middel van stortkokers (voorzien van schuiven) te doen vloeien in één of meer transportschroeven (zie Pl. VII), onder de onderste zolder geplaatst, deze voeren het veelal naar de tweede elevator terug, die het via de bovenschroef of ook wel direct naar de karen van de maalstoelen brengt. Ook heeft men wel eens een derde elevator direct bij de maalstoelen.

4. *Uit elk graanvak* moet het graan *naar elk willekeurig ander graanvak kunnen worden overgebracht.*

Dit is mogelijk door het graan (door de betreffende schuif te openen) te doen vloeien in de ondertransportschroef. Deze voert het terug naar de tweede elevator, die het weer opvoert naar de bovenschroef en men heeft slechts de overeenkomstige schuif te openen om in het gewenschte vak te kunnen storten.

Nu zijn er twee punten waarbij deze machinale gang van zaken kan worden onderbroken.

Indien een boventransportschroef door een stortkoker, het graan uitstort in een der vakken, komt dit op de vlakke zolder volgens zijn natuurlijke helling op een hoop te liggen. Indien men nu zoo hoog mogelijk stort (dus totdat de top van de graanhoop tot de toevoer opening is opgestegen) heeft men in veel gevallen het graanvak nog niet voldoende gevuld en moet men *uit de hand* het graan naar de zijschotten, die het vak insluiten, toewerken, om de toevoer opening weer vrij te krijgen. Bij malerijen die in dit opzicht goed zijn ingericht (iets wat nog wel eens te wenschen over laat) is de hiertoe benoodigde handenarbeid niet zeer belangrijk.

Van meer beteekenis is de handenarbeid vereischt om het graanvak behoorlijk te doen leegloopen. Het graanvak kan zooals wij gezien hebben leegloopen, door één (of meer) stortpijpen die in de ondertransportschroef uitkomen. Indien nu zoo'n stortkoker een vierkanten houten pijp is van 20×20 c.M., dan wil dit zeggen, dat een graanvak met een oppervlakte van b.v. 20 M^2., leegloopen moet door één of twee quadratische gaatjes in den vloer van

20 × 20 c.M. Het spreekt van zelf, dat dit leegloopen maar voor een gedeelte van zelf geschiedt. Zoodra zich een trechter gevormd heeft naar het uitloopgat toe, die een helling vertoont overeenkomende met de natuurlijke helling van het graan, houdt het toevloeien naar de uitlaatopening op *en hokt het machinale transport;* men moet dan het resteerende graan uit de hand naar het gat toescheppen, totdat het vak *geheel* leeg is. Dit eischt vrij veel handenarbeid, die natuurlijk regelmatig terugkomt en kan ook nog aanleiding geven tot tijdverlies. Bovendien mag er ernstig op gewezen worden dat dit scheppen van graan, tengevolge van het opgejaagde stof, *een zeer ongezond werk is,* zoodat het alleen dáárom al gewenscht zou zijn, naar verbetering te zoeken, Hoewel men hier en daar inrichtingen heeft gemaakt, om aan het bezwaar van het onvolledig leegloopen tegemoet te komen, behooren deze toch tot de uitzonderingen en geven zij dikwijls aanleiding tot slecht benutten van de bergruimte of tot andere bezwaren; de boven beschreven manier, de vlakke zolder met kleine uitloopgaten, is de meest gebruikelijke.

Indien men het graan *niet* op vlakke zolders zou bergen, maar in graansilo's, zouden de beschreven bezwaren, natuurlijk niet worden gevoeld. Er is mij echter geen voorbeeld bekend van silobouw in onze coöperatieve malerijen. Dit is zeker niet alleen het gevolg van het vasthouden aan bestaande gebruiken, maar vloeit mede voort uit feit dat silobouw (hoewel ik volstrekt niet beweer, dat deze geenerlei toepassing zou kunnen vinden) hier niet als van zelf sprekend in aanmerking komt. Behalve verschillende andere omstandigheden die hier van invloed zijn, leent silobouw zich minder goed (in verband met de bouwkosten) voor het bergen van betrekkelijk kleine partijen, terwijl voor eenigszins vochtig graan het hoog opstapelen in silo's *zeer ongewenscht* is. Met het oog op dit laatste zou men het graan eerst moeten drogen of de silo's van intensief werkende ventilatie-inrichtingen moeten voorzien.

Het was nu mijn doel het automatisch leegloopen van de vakken (evenals dit in silo's geschiedt) te verkrijgen en toch de betrekkelijk kleine en laag gestapelde vakken te behouden, op de wijze zooals dit bij vlakke zolders gebruikelijk is, zonder daarbij in onvoordeelig benutten

van de bergruimte e. d. te vervallen. Bij het ontwerp van de coöperatieve malerij te Vorden in 1915 (waar ik het hier bedoelde plan nog niet heb kunnen doorvoeren) ben ik op eenvoudige wijze aan het bedoelde bezwaar *voor een belangrijk deel* tegemoetgekomen, door onder elk der graanvakken groote karen (1.80 M. × 1.80 M.) te hangen waardoor het vak dus voor een grooter deel automatisch kon leegloopen. Het spreekt van zelf, dat met de ligging van de transportschroeven en de verdiepinghoogte, van te voren hierop moest worden gerekend. Deze inrichting voldeed goed en is daarna in verschillende door het Instituut ontworpen malerijen toegepast; maar, ze is natuurlijk nog niet afdoende.

In de fabriek te Bilthoven zijn nu de vloeren van de zolders (voor zoover deze voor graanberging worden gebruikt) niet *vlak* gelegd maar *hellend*, terwijl verder *een bijzondere ligging van het graan is toegepast*, waardoor het mogelijk is een 14 Meter breede zolder met slechts twee boventransportschroeven te bedienen en met behulp van de vier ondertransportschroeven verder een geheel automatisch bedrijf te verkrijgen. Deze bijzondere ligging van het graan brengt mede, dat de beschikbare bergruimte economisch kan worden gebruikt, terwijl men toch niet tot groote storthoogten vervalt.

Hoe dit geschiedt is, is in plaat VII en de volgende platen te zien. [1])

De vloer van elke zolder (voor zoover voor graanberging gebruikt) bestaat uit een viertal V-vormige goten, waarin het graan gestort wordt. In de lengterichting zijn de zolders door zijschotten (in Pl. VII gestippeld aangegeven, ook op Pl. VIII en IX te zien) in verschillende vakken verdeeld. Door nu in de breedterichting de zolders slechts in twee vakken te verdeelen, kan men een graanligging bereiken op de wijze, als in figuur 1 is aangegeven. Het graan ligt dus, als het vak gevuld is, zoodanig, dat de scherpe rand, waarmede de twee goten, links of rechts van het midden van het gebouw, aan elkaar

---

[1]) Deze wijze van storten is, zooals mij later bleek, niet nieuw. In „Hütte" 1908 deel II blz. 545 wordt deze manier vermeld, voor het storten van steenkolen. Voor het storten van graan zijn mij geen toepassingen bekend.

sluiten, geheel onder het graan bedolven wordt. Uit figuur 1 is ook te zien, dat het graan op deze wijze met het oog op het broeien niet ongunstig ligt. Men had natuurlijk ook elk der vier goten als afzonderlijk graanvak kunnen beschouwen [1]), maar dan zou men om de zelfde hoeveelheid te kunnen bergen in elk vak hooger moeten storten. Dit is minder gewenscht en bovendien zou het met de hier geteekende inrichting niet goed mogelijk zijn deze grootere storthoogte te bereiken. Men zou dan tot meerdere transportschroeven of hoogeren bouw moeten overgaan, zonder dat daar voordeelen tegen op zouden wegen. Een bijzonderheid van de hier gevolgde methode is ook nog deze, dat men geen afzonderlijke ruimte voor looppaden behoeft uit te trekken. Zooals bekend is, moet men voor toezicht enz. de graanvakken makkelijk kunnen bereiken; bij de vlakke zolders maakt men daarom eén of meer gangen tusschen de vakken.

In de malerij te Bilthoven is partij getrokken van het feit, dat tengevolge van de toegepaste wijze van storting, het graan in het midden van het gebouw laag ligt en heeft men daar (niet op de teekening aangegeven) een goed begaanbare loopbrug tusschen de vakken gemaakt.

Hoeveel precies in de graanvakken, zooals deze zijn uitgevoerd, *zonder handenarbeid te verrichten,* kan worden geborgen, hangt van verschillende omstandigheden af, o. a. van de grootte van de natuurlijke helling van het graan. Naar mijn schatting zullen in de 15 graanvakken (elk ongeveer van 3,5 M. × 7 Meter ruim 250.000 K.G. mais geborgen kunnen worden; door verhooging van de zijschotten en verder door het verrichten van uiterst geringe handenarbeid (het graan wat naar de kanten toe halen) kan deze hoeveelheid nog aanzienlijk worden opgevoerd, zoodat een bergruimte van 400.000 K.G. behoorlijk te bereiken zal zijn. Het leegloopen der graanvakken, dat geheel automatisch geschiedt, eischt nog eenige nadere toelichting. De schuinloopende vloeren loopen, zooals in de verschillende figuren te zien is, naar elkaar toe; het afvloeiende graan moet nu naar de ondertransportschroeven

[1]) Iets dergelijks is omstreeks in den zelfden tijd, dat de plannen voor de Bilt werden gemaaakt, naar ik meen in een tweetal malerijen in N.-H. toegepast.

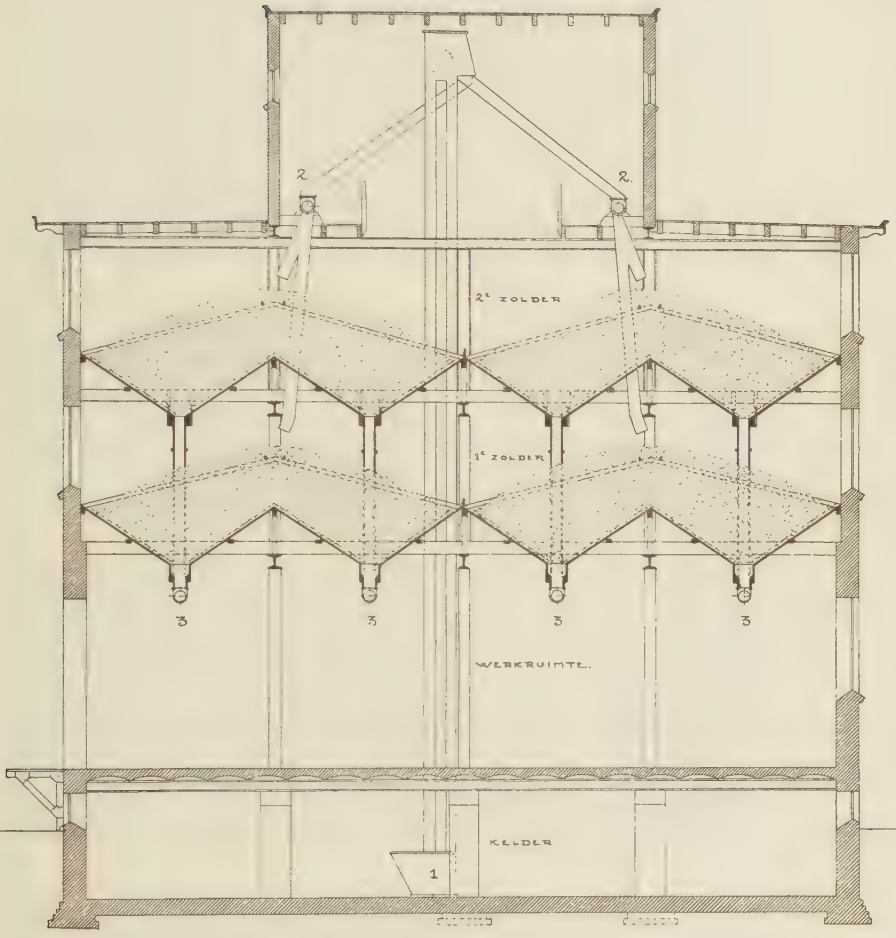
worden gevoerd. Het is echter niet uitvoerbaar een transportschroef te voeden door een nauwe spleet over de geheele lengte (hier 3.50 M.) van het graanvak. De spleet zou dan met het oog op de grootte van den toevoer (die niet grooter mag zijn dan de max. capaciteit van de de schroef) zóó nauw moeten worden, dat van een behoorlijke regeling van den toevoer geen sprake meer kon zijn. De schroeven moeten *plaatselijk* gevoed worden, door stortkokers, die door schuiven kunnen worden afgesloten en geregeld. Hoe deze overgang van een doorloopende spleet op plaatselijke stortkokers met behoud van het automatisch en geheel leegloopen is opgelost, kan uit Pl. VIII, fig 3, en Pl. IX, fig. 1 en 2 blijken. De graanvakken van de bovenste zolders, monden op deze wijze op elke schroef uit door middel van *twee* stortkokers: die van den ondersten zolder elk door *vier* stortkokertjes. Dit laatste moest geschieden, ten einde ondertransportschroeven niet te laag in de werkruimte te krijgen, of, wat op het zelfde neerkomt, om de werkruimte niet hooger van verdieping te maken dan noodig is.

Zooals uit de platen blijkt is, de constructie der hellende vloeren zoodanig dat deze ten deele boven de balklaag uitkomen, ten deele er onder door steken. Dit is volstrekt niet de eenige oplossing die mogelijk is; tal van andere oplossingen zijn mogelijk, terwijl ook voor bouw in gewapend beton het gevolgde principe zich vermoedelijk zeer goed zal leenen. Bij de hier gevolgde manier loopt de balklaag precies eender door alsof er een vlakke zolder was (het deel van de 35.5 M. lange zolders dat niet voor graanberging wordt gebruikt is ook gewoon vlak gelegd op dezelfde balklaag). Bij het ontwerpen der detailteekeningen (die na bespreking met den architect door dezen zijn overgenomen) *heb ik vooral daarom bedoelde oplossing gekozen,* omdat deze het meest aansloot bij de bestaand toestanden en dus het minst kans liep op bezwaren.

De gevolgde oplossing eischt, dat er op gelet wordt dat nergens plaatsen zijn waar het graan zou kunnen blijven liggen. Uit de detailteekening (Pl. IX, fig. 1 en 2), is dan ook te zien, dat hieraan de aandacht is geschonken, Zoo ziet men b.v. dat de balken die dwars door het graanvak heenloopen, en waar het graan tusschen door moet vallen, van boven

betimmerd zijn met latjes, van driehoekige doorsnede zoodat geen graan op de balken kan blijven liggen e.d. De constructie der zijschotten kan ook uit de teekeningen blijken. Op Pl. VIII, fig. 2 ziet men nog, dat deze schotten zijn geschoord; op de detailteekening zijn deze schoren niet aangegeven, wel is ook daar te zien dat de verschillende schotten in de lengterichting van het gebouw met elkaar zijn verbonden, waardoor tevens gelegenheid werd gevonden eenige stortbakjes te plaatsen, die alleen dienen om de val van het graan uit de stortkokers wat te breken. Ik heb gemeend de zijschotten vrij te moeten houden van de ijzeren kolommen van het gebouw, daar een *toevallige* ongunstige ligging van het graan in de verschillende vakken, indien men dat niet doet, wel eens ongewenschte zijdelingsche drùk op deze kolommen zou kunnen uitoefenen. Voor verdere bijzonderheden kan naar de teekeningen worden verwezen.

Op één punt moet echter nog de aandacht worden gevestigd. Zooals wij gezien hebben monden de graanvakken van de bovenste zolders op elke ondertransportschroef uit door twee kokers, die van de onderste zolder door vier kokers. Wij hebben hier dus met meer schuiven te doen, dan bij de vlakke zolders gebruikelijk is. Dit pleit dus in het nadeel der gevolgde methode, tenminste als men zich voorstelt, dat die schuiven, zooals dit gewoonlijk geschiedt stuk voor stuk uit de hand worden bediend en geregeld door er met een ladder bij te klimmen. Deze primitieve methode zou hier wat te lastig worden; daarom ben ik er toe overgegaan, de schuiven van één graanvak voor de betreffende ondertransportschroef alle tegelijk door middel van een hefboom, die van uit de werkruimte kan worden bediend, beweegbaar te maken (Pl. VIII, fig. 1). Hierdoor wordt de bediening der schuiven uiterst eenvoudig. Ook de schuiven van de boventransportschroeven worden hier op eenvoudiger wijze bediend dan gewoonlijk het geval is; deze schuiven worden n.l. door veeren automatisch gesloten en kunnen door middel van touwen van af de loopbrug naar behoefte geheel of gedeeltelijk worden geopend. Mijn oorspronkelijk plan was, deze schuiven, door middel van staaldraden en geleidrollen van uit één of twee punten van de werkruimte te doen bedienen; dit is



Dwarsdoorsnede over de graanvakken. Teneinde de figuur niet te overladen en de ligging van het graan duidelijk te doen uitkomen, zijn verschillende onderdeelen, die in de doorsnede zichtbaar zouden zijn, weggelaten; alleen is nog aangegeven: 1. tweede elevator, 2. boventransportschroeven, 3. ondertransportschroeven. (Voor details van de graanvakken zie plaat IX, fig. 1 en 2.)

Fig. 1. Photo van een gedeelte van de werkruimte.
I. Hellende vloeren van de onderste zolder, voor zoover deze onder de balklaag uitsteken.
II. Een der hefboomen voor het bedienen van de schuiven der ondertransportschroeven.
III. Ondertransportschroeven (drie van de vier aanwezige zijn zichtbaar).

Fig. 2. Photo van een gedeelte van een der graanvakken, ten deele met graan gevuld. I. Zijschot, dat het vak afscheidt van het naastliggende graanvak. II. Schoor van het zijschot. III. Scherpe rand tusschen twee goten, die bij geheel gevuld graanvak, geheel onder het graan bedolven is; hier waar het vak slechts, aan een kant gevuld is (tegen het andere zijschot ligt niets) wordt deze lijn nog even zichtbaar; vlak bij III ziet men ook nog een deel van de schoor van het andere zijschot. Op den voorgrond een stortkoker van de bovenste zolder.

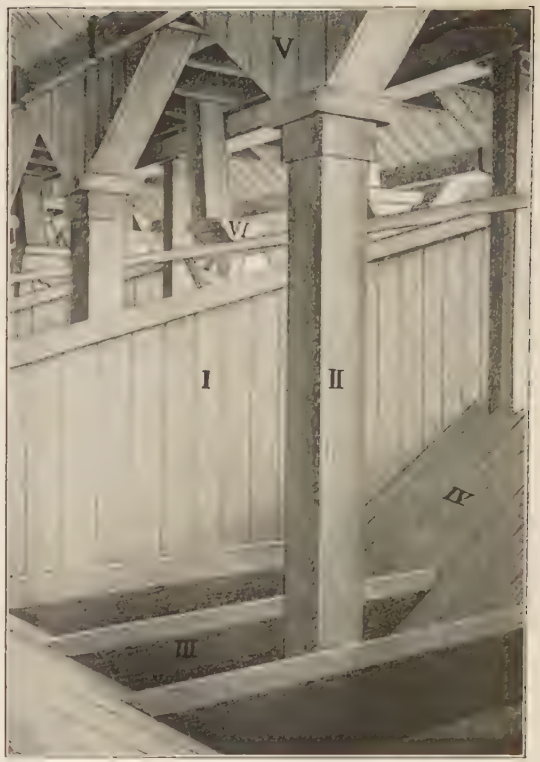


Fig. 3. Photo van een gedeelte van een ledig graanvak. I. Zijschot. II. Stortkoker van het bovenliggende graanvak. III. Een der balken van de doorloopende balklaag van de eerste zolder; het graan valt tusschen deze balken door. IV. Schuinloopende vloer waarlangs het graan kan afglijden naar ondertransportschroef. V. Overgang van graanvak tweede zolder naar stortkoker. VI. Een der bakjes voor het breken van de val van het graan.

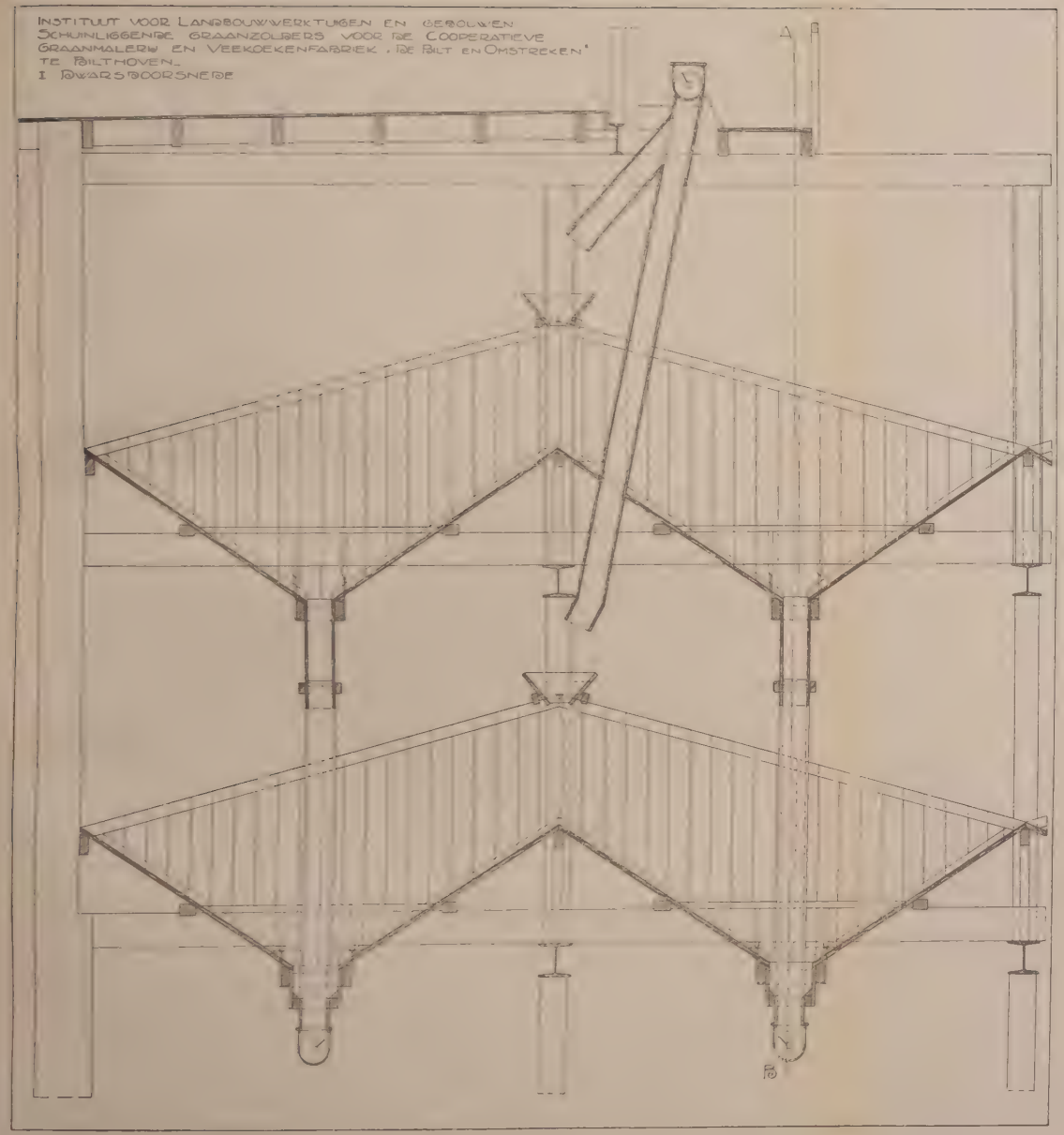


Fig. 1. In deze doorsnede is slechts de halve breedte van het gebouw zichtbaar.

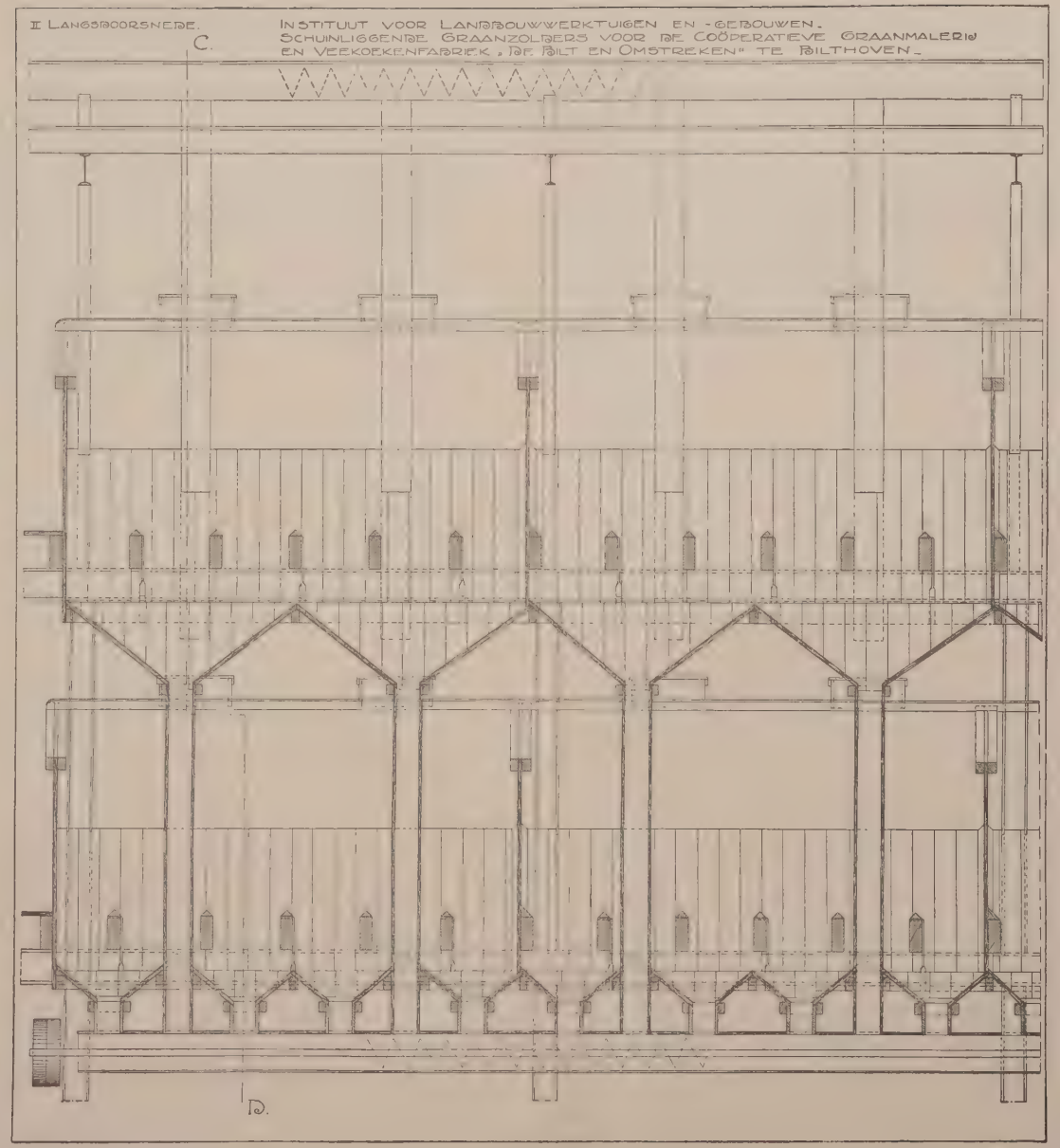


Fig. 2.

echter voorloopig niet doorgevoerd. De hier aangegeven vereenvoudiging in de bediening der schuiven, die bij het hier gevolgde systeem zeer zeker op zijn plaats is, verdient ook in het algemeen overweging. Niet alleen dat men arbeid bespaart maar dikwijs is het ook gewenscht (b.v. bij eventueele verstopping van een transportschroef) een schuif spoedig te kunnen sluiten of openen.

Het spreekt van zelf, dat de machinale beweging der schuiven *betrouwbaar* moet zijn; indien men echter bedenkt dat zelfs wissels van spoortreinen op groote afstanden machinaal worden bewogen dan behoeft men niet bevreesd te zijn, dat een betrouwbare inrichting het bewegen van een graanschuif niet te maken zou zijn. Bovendien kan men altijd nog ten overvloede handschuiven aanbrengen, die alleen in geval van nood gebruikt worden.

Ten slotte kan nog worden opgemerkt, dat op de photo's de invloed van de tijdsomstandigheden duidelijk kan worden waargenomen.

De werkruimte waarvan slechts een gedeelte op de photo zichtbaar is, (anders zou men ook de drie maalstoelen en de goederenlift in werkelooze toestand kunnen zien) is ledig, uitgezonderd de opgestapelde pakken stroo, die in een der beide inzitten een plaats hebben gevonden.

De graanvakken zijn ook ledig; het slechts voor een gedeelte gevulde graanvak in fig. 3 was het eenige waarin ie ts aanwezig was.

Terugdenkende aan den verlaten aanblik van deze leege zolders, wil ik er nog eens de aandacht op vestigen, dat het in dezen tijd gewenscht is, dergelijke voor graanberging ingerichte ruimten, ook zooveel mogelijk daarvoor te gebruiken. Hierdoor wordt de kans, dat partijen graan tengevolge van ongunstige ligging zouden kunnen bederven, verminderd.

INSTITUUT VOOR PHYTOPATHOLOGIE.

INSEKTENSCHADE IN HET VOORJAAR 1918,

DOOR

PROF. DR. J. RITZEMA BOS.

Het voorjaar en het begin van den zomer 1918 zijn gekarakteriseerd geweest door hevige insektenschade. Deels moet dit zeker worden toegeschreven aan de toen heerschende groote *droogte*, die den meesten insekten bijzonder welkom is; deels *aan de vroeg invallende warmte*, die een vroege ontwikkeling meebracht, en waardoor insekten, welke in meerdere generaties per jaar voorkomen, in staat worden gesteld, meer generaties te leveren dan in normale jaren (bladluizen). Ook wordt, bij een gelijk aantal insekten van een bepaalde soort, de schade, die zij aan de gewassen teweegbrengen, bij aanhoudende droogte grooter dan in minder droge en warme voorjaren, omdat de gewassen daardoor *langzamer zich ontwikkelen* en daardoor gemakkelijker door schadelijke insekten totaal vernietigd worden dan bij vochtiger, meer „groeizaam" weer. (*Sitones lineatus*, die in gewone jaren geen noemenswaardige schade aan erwten, boonen, klaver enz. teweegbrengt, — *Meligethes aeneus*, die langzaam zich ontwikkelende inflorescenties van Cruciferen erger beschadigt dan snel afbloeiende inflorescenties, — aardvlooien, die kiemplanten alleen dàn geheel afvreten, wanneer de planten uiterst langzaam of tijdelijk niet groeien).

Ook hebben dit voorjaar nog andere omstandigheden meegewerkt, om groote insektenschade in 't leven te roepen. Nergens worden granen, aardappelen en andere landbouwgewassen in sterker mate door ritnaalden en emelten aan-

getast dan op gescheurd grasland; en dit jaar werd er op aansporing van de Regeering (om goede redenen trouwens veel gras- en weiland gescheurd en in bouwland omgezet.

De teelt van bruine boonen werd op groote schaal uitgeoefend; en waarschijnlijk heeft de zeer sterke teelt van dit gewas de vermeerdering van *Anthomyia cilicrura* duchtig in de hand gewerkt.

Het zij mij vergund, hier enkele insekten te vermelden, die in het voorjaar en den voorzomer van dit jaar in sterke mate van zich deden spreken.

Niet uitsluitend, maar toch wel hoofdzakelijk op gescheurde weiden, kwam schade door ritnaalden of koperwormen *(Elateriden*-larven), blijkens mij gedane inzendingen, voor te Groningen (op proefvelden aan allerlei gewassen), in verschillende streken van de provincie Groningen (aan haver), te Wijhe (aan haver), te Apeldoorn (waar de uitgelegde kiemende boonen werden uitgevreten), te Elinckwijk bij Utrecht (aan aardappelen), te Weesp (in diverse tuintjes, aan allerlei gewassen), te Zaandam (aan bieten), te Hillegom (aan haver), te Voorschoten (aan aardappelen), te Rijswijk (aan anjelieren), te Rotterdam (aan diverse tuinbouwgewassen en aan aardappelen), te Ouwerkerk (Zeeland; aan tarwe), te Drunen (aan erwten en tuinboonen), te Vlijmen (aan kool), te Duiven (aan haver), te Griendtsveen (aan haver), te Geleen (aan haver), te Schimmert (aan gerst), onder Herwen en Aerdt (aan gerst), te Houthem (aan haver)-Ik moet echter hier bijvoegen, dat de ritnaaldvreterij zonder twijfel op nog veel uitgebreider schaal is voorgekomen, dan men uit deze opsomming zou afleiden; want in die akkerbouwstreken, waar de meest ontwikkelde landbouwers wonen, zooals Groningen en Zeeland, kent men algemeen de ritnaalden; men zendt die dus niet op naar het Instituut voor Phytapatologie.

Opmerkenswaardig was het zeer schadelijk optreden van de larven van *Silpha atrata* op bietenakkers in de gemeente Vries en te Anlo. Slechts enkele jaren hoort men daarvan.

De frambozenkevertjes *(Byturus fumatus* en *B. tomentosus)* deden op vele plaatsen veel kwaad aan frambozenknoppen en -bloesems.

Meligethes aeneus, die in 't algemeen veel voorkwam,

werd bijzonder schadelijk aan bloeiende radijsplanten te Veendam.

Otiorhynchus tenebricosus vrat te Lottum (Limburg) in de 2e helft van April de oogen uit van jonge fruitboomen, waardoor deze eerst laat jonge scheuten maakten en veel te laat bladeren vormden.

Otiorhynchus singularis deed schade te Apeldoorn aan frambozenstruiken, te Warnsveld aan de scheuten van pere- en appelboomen; te Wageningen vrat hij de stelen van jonge druiventrossen door.

Cneorhinus geminatus, zelden schadelijk aan kruidachtige kultuurgewassen, vrat te Santpoort jonge spersieboon- en snijboonplantjes aan.

Sitones lineatus deed op vele plaatsen schade aan jonge erwten en tuinboonplanten (te Zevenbergschen Hoek noemt men ze „boonotters"). Te Wolphaartsdijk werd dit insekt zeer schadelijk aan klaver, wat zelden voorkomt.

Cryptorhynchus Lapathi, die gewoonlijk zich bepaalt tot de aantasting van wilgen, populieren en elzen, boorde te Ommeren de twijgjes van pereboomen aan, welke trouwens in het griend waren geplant.

Anthonomus Piri Boh. (= *A. cinctus* Redt.), die betrekkelijk zelden schadelijk optreedt, deed in Horssen (Geld.) de gemengde knoppen van pereboomen mislukken.

Anthonomus pomorum deed op vele plaatsen groote schade.

De gewone aardvlooien uit het geslacht *Phyllothreta*, welke de jonge Cruciferen afvreten, deden in het droge voorjaar 1918 bijkans overal veel kwaad. Te Apeldoorn tastten zij, behalve raapstelen en rammenas, ook meloenen, komkommers en augurken aan.

Psylliodes chrysocephala, die vroeger in Groningerland, in verband met de toenmalige sterke uitbreiding der koolzaadteelt aldaar, zich buitengewoon sterk vermeerderde, maar later, bij inkrimping dier teelt weer minder van zich deed spreken, stak nu weer op verschillende plaatsen van Groningen het hoofd op. (Kloosterburen, Rottum). —

Wat de bladwespen betreft, zij het volgende opgemerkt.

De bastaardrups van *Nematus ventricosus* heeft overal erg in de kruisbessen huisgehouden, niet alleen in de geheele Betuwe, op Zuid-Beveland en in den omtrek van

Vlijmen, maar ook overal elders, waar maar kruisbessen worden geteeld. Te Loppersum (Gron.) waar zij eerst ook de kruisbessen aantastte, ging zij later op de aalbessen over. Terwijl men de wesp gewoonlijk eerst in het midden of de tweede helft van April op de struiken ziet verschijnen, werd zij te Wageningen reeds op 21 Maart waargenomen, en verscheen zij ook elders reeds in de tweede helft van Maart. Zoowel in Zeeland als in de Betuwe werden reeds talrijke eitjes op 25 Maart gevonden. Dat was nog vóór den bloei der kruisbessen. Toch trad de vreterij der bastaardrupsen tijdens den bloei nog maar weinig op, ofschoon in Zeeland reeds op 8 April enkele bastaardrupsen werden gezien. Het uitkomen der eieren liet langeren tijd op zich wachten dan gewoonlijk.

Merkwaardig was ook het veelvuldig optreden van *Nematus abietum* of van eene nauw verwante soort. De bastaardrupsen van dit insekt werden mij met twijgjes met afgevreten naalden toegezonden uit Lunteren, Epe, van het landgoed Hagenau en uit Heerlen, waar zij de gewone tijnspar *(Picea excelsa)* aantastten, alsmede uit eene kweekerij te Dedemsvaart, waar zij *Picea pungens glauca* op gelijke wijze beschadigden.

Hoplocampa testudinea tastte op verscheidene plaatsen van ons land de jonge appelen aan en deed ze afvallen. Dit insekt komt veel meer voor dan algemeen wordt aangenomen; waarschijnlijk heeft men herhaaldelijk de beschadiging door dit insekt aangezien voor die van *Carpocapsa pomonella*, welke echter veel later optreedt, en zich geheel anders voordoet.

Blennocampa pusilla deed op verscheiden plaatsen de randen der rozeblaadjes samenrollen.

Lophyrus rufus vermeerderde zich, blijkens de ontvangen inzendingen, zeer sterk op grove dennen te Enschedé, Ede, Groesbeek, Mook en Horst.

Van buitengewone vermeerdering van *Lophyrus Pini* vernam ik niets.

Ten slotte vermeld ik uit de familie der Hout- en halmwespen eene *Cephus*-soort, waarvan de larve door den Heer Schoevers werd aangetroffen in de jonge scheuten der frambozen, die tengevolge van de inwendige vreterij slap naar beneden hingen. De door dit insekt aangetaste

frambozenscheuten nam de Heer SCHOEVERS uit Zundert mee.

Overgaande tot de Lepidoptera, zij gewezen op de sterke vermeerdering van *Gastropacha neustria* in vele streken van ons land, alsmede op een énorme vreterij van *Liparis chrysorrhoea* in de omstreken van Maasbracht; verder op sterke vreterij aan aardbeien door de rupsen van *Olethreutes urticana* en *Tortrix pilleriana* aan aardbeiplanten onder Schoorl en Beverwijk; op eene belangrijke vreterij van *Depressaria heracleana* aan de inflorescenties van pastinaken te Vlijmen; en op eene zeer ernstige beschadiging van jonge larixen nabij Wageningen door *Coleophora laricella*. —

Onder de schade, door Diptera veroorzaakt, vermeld ik vooreerst: vreterij van emelten (larven van Tipuliden) op greiden bij Langezwaag en Bartlissens bij Birdaard, en emeltenschade op gescheurd grasland, aan koolplanten teweeggebracht te Capelle (N.B.) en te Vlijmen, alsmede aan diverse groenten bij Wormerveer. (Hier worden ze „scheerwormen" genoemd). Het zij mij echter vergund, hierbij de opmerking te maken, dat emeltschade stellig veel meer voorkwam dan mij uit inzendingen of uit correspondentie bleek, daar de emelt, evenals de ritnaald of koperworm, een bij de practici algemeen bekend insekt is, waaromtrent zij geen inlichtingen meer vragen.

Erg leden de koolplanten door de vreterij van de larven der koolvliegen (*Anthomyia Brassicae*, misschien ten deele ook *A. cilicrura*). Het droge weer, waardoor de groei der planten werd tegengehouden en de vorming van nieuwe zijwortels werd belet, maakte dat veel meer koolplanten aan deze plaag ten offer vielen dan in een meer vochtig voorjaar 't geval zou zijn geweest. 't Is eene algemeene opmerking, dat eerst de bloemkool wordt aangetast, pas later, als de bloemkool grootendeels vernield is, de roode kool; terwijl savoyekool en gewone witte kabuiskool minder lijden. Klachten over de koolvlieglarve kwamen in uit Hengelo, Wageningen, Ede, Didam, Montfoort, Schellingwoude, Noordwijkerhout, Goes en Vlijmen, maar de plaag kwam stellig veel meer voor.

Anthomyia cilicrura deed buitengewoon veel van zich spreken als beschadigster van de veel geteelde bruine boonen alsmede van witte stamboontjes en pronkers.

Dit insekt is onder verschillende namen beschreven ge-

worden. Als koolbeschadigster is zij vaak met *Anthomyia Brassicae* verward; als beschadigster van sjalotten, uien en prei werd zij als *Anthomyia platura* beschreven, als vernielster van lupinenkiemplanten noemde JULIUS KÜHN haar *Anthomyia funesta*. Prof. DE MEIJERE heeft indertijd de vliegen, door mij uit larfjes van de lupinenvlieg opgekweekt, voor mij als *Anthomyia cilicrura* gedetermineerd. Eenige jaren geleden kweekte ik dit insekt uit pronkboonen stamboonkiemplantjes. Ook in aspergestengels kan de larve leven, en eveneens leeft zij in mest.

Van ernstige en vrij sterk verspreide beschadiging der boonenkiemplanten vernam ik eerst in 't voorjaar 1916, terwijl in 1917 de schade weer veel minder groot was. Maar in 1918 was de plaag van zeer groote beteekenis en algemeen verbreid. Inzendingen bereikten mij uit Usquerd, ten Boer, Meeden, Nieuwe Pekela, Muntendam, Leeuwarden, Franeker, Woudsend, Joure, Wageningen, den Hoorn (op Texel), Egmond, Harenkarspel, Wormerveer, Santpoort, Amsterdam (volkstuintjes), Naarden, Den Haag, Gorkum, Zuid-Beierland, Klaaswaal, Roekanje, Haamstede, Scherpenisse, Wemeldinge, Goes, Rilland, Willemstad. Natuurlijk vormen al deze plaatsen, van waaruit aan het Instituut voor Phytopathologie inzendingen werden gedaan, nog maar een klein procent van de plaatsen, waar de plaag voorkwam. Zoo vernam ik van Rijkslandbouwleeraren, dat in de provincie Groningen de schade zeer algemeen was. In 't algemeen schijnt deze van meer beteekenis te zijn geweest op lossen grond dan op bodems van meer vaste geaardheid. En geen wonder. De vliegen toch leggen dikwijls hare eieren reeds in de kiemplant vóór deze boven den grond is gekomen. Soms worden het eerst de zaadlobben uitgevreten, daarna het kiemstengeltje; andere malen wordt dit laatste het eerst uitgevreten. Soms worden alleen de zaadlobben of wordt alleen het stengeltje uitgehold. Het droge, zonnige weer heeft zeer zeker het gedijen en de snelle ontwikkeling van het insekt in de hand gewerkt; de groote oppervlakten, met boonen beteeld, trokken de vliegen tot zich; en het gemis aan vocht in den grond maakte, dat vele kiemplanten zich buitengewoon langzaam ontwikkelden, zoodat zij reeds aan den aanval van een betrekkelijk gering aantal larven ten

offer vielen, terwijl zij er anders „doorheen gegroeid" zouden zijn. Overigens was het aantal larven, dat in eene kiemplant werd aangetroffen, lang niet altijd gering: soms vond ik er een dozijn en meer in een enkele zaadlob en evenveel in een klein kiemstengeltje. —

Dat de weersgesteldheid van het voorjaar in den voorzomer de ontwikkeling van bladluizen in sterke mate in de hand werkte, behoeft geen betoog. Op vele plaatsen glommen de bladeren der boonen van honigdauw. Over de soorten van bladluizen, die werden aangetroffen, en over de plaatsen, waar zij tot sterke vermeerdering kwamen, wil ik hier maar niet uitweiden. Waar maar bladluizen konden leven, werden zij eene plaag, behalve in die ooftboomen en heesters, welke in den winter behoorlijk met eene carbolineummulsie besproeid waren en waaraan dus de overwinterende eieren gedood waren.

Wat schildluizen betreft, wil ik alleen doen opmerken, dat *Pulvinaria betulae* tamelijk veelvuldig werd ingezonden: een enkele maal van perzik (hoewel op dit gewas *Lecanium Corni* de meer gewone soort van „dopluis" is); en verder van roode bessen (Ootmarssum, Voorthuizen, Maarsbergen) en van berken (Enschedé, Wageningen, Driebergen).

INSTITUUT VOOR PHYTOPATHOLOGIE.

VREEMDE LICHAAMPJES IN ZIEKE SPINAZIEWORTELS

DOOR

T. A. C. SCHOEVERS,

PHYTOPATHOLOOG AAN HET INSTITUUT VOOR PHYTOPATHOLOGIE.

(MET ÉÉN PLAAT).

Ongeveer half Maart ontving het Instituut voor Phytopathologie uit Warfum zieke spinazieplantjes ter onderzoek, waarvan de wortels sterk deden denken aan die van bietenplantjes, welke aan z.g. „wortelbrand" leden. De penwortel was voor een grooter of kleiner deel van zijn lengte duidelijk ingeschrompeld, dus veel dunner dan het normale gedeelte, en daarbij bruin tot zwart van kleur; bij sommige wortels liep a. h. w. een zwarte streng in de lengte door het midden, terwijl de omringende cellen een glazig uiterlijk hadden en eenigszins week waren geworden; de afscheiding tusschen het zieke en het gezonde gedeelte was meestal vrij scherp, en soms, behalve door het plotselinge verschil in dikte, gekenteekend door een bruinen ring. Zijwortels ontbraken aan het zieke gedeelte of vertoonden, indien zij aanwezig waren, dezelfde verschijnselen als de hoofdwortel. Van vele wortels was het ondereind ziek, bij andere bevond zich een ziek stuk van één of enkele centimeters lengte meer in het midden, zoodat de wortelspits nog gezond was. Enkele plantjes toonden neiging tot herstel door het vormen van nieuwe zijwortels; geschiedde dit aan het gedeelte boven de zieke zône, dan bestond kans op doorgroeien van het plantje; bij sommige exemplaren echter waren wel nieuwe wortels aanwezig, doch nabij den wortelspits, zoodat het door de nieuwe wortels opgenomen water met daarin opgeloste voedingsstoffen het zieke gedeelte

zou moeten passeeren, waar de passage zooal niet geheel onmogelijk, dan toch ernstig belemmerd was, tengevolge waarvan zulke plantjes moesten blijven kwijnen. De planten, die het niet tot het maken van nieuwe wortels konden brengen, staakten hunnen groei natuurlijk geheel. De ziekte kwam te Warfum voor in een druivenkas, waarin ieder jaar spinazie werd geteeld. De teelt gelukte vroeger zeer goed, maar in de laatste jaren wilde de spinazie pleksgewijze niet best meer groeien; de plantjes waren niet gezond groen, maar eenigszins geel van kleur, terwijl de zaadlobben veelal wat gekromd waren; de meeste planten werden slechts een paar centimeters hoog en stierven dan af.

Ik verwachtte stellig, bij mikroskopisch onderzoek in de zieke wortels zwamdraden te zullen vinden, b.v. van de bekende parasiet *Pythium de Baryanum* Hesse, die zoo vaak onder allerlei jonge plantjes groote verwoestingen aanricht. In bijna geen enkel der plantjes, die ik onderzocht, vond ik evenwel mycelium; in elke coupe, zonder uitzondering, trof ik echter in groote hoeveelheid v.n.l. in de parenchymcellen, lichaampjes aan, die ik niet kon thuis brengen, ofschoon het niet de eerste maal was, dat ik ze zag. Ik had n.l. in den zomer van 1917 in wortels van boonen uit Spakenburg, die eveneens onder bruin wording en verschrompeling waren afgestorven, precies dezelfde voorwerpjes gevonden. Sommige cellen waren er letterlijk mee volgestopt, in andere bevonden de lichaampjes zich in onregelmatig geordende rijen langs de wanden. (Zie fig. 1, pl. X). Overal waar het weefsel ziek was, waren zij aanwezig; op de grens van het zieke en het gezonde deel waren in de, blijkens de bruinachtige kleur van den wand reeds zieke cellen, enkele weinige exemplaren te vinden, in de gezonde, daar vlak aangrenzende cellen evenwel ontbraken zij ten eenenmale. Ook in de vaatbundels, die gewoonlijk donkerder waren gekleurd dan het omringende parenchym, vond ik ze gewoonlijk niet, ook niet, als die aangrenzende endodermis- en parenchymcellen stampvol er mede zaten; er waren echter enkele wortels, waarvan ook de vaatbundels een buitengewoon groot aantal dier lichaampjes herbergden. De wanden der cellen schenen steeds volkomen intact; eerst later, als zij afgestorven waren, trad natuurlijk rotting in. Ik heb minstens 40 of 50 worteltjes onderzocht en van

elk daarvan meerdere dwars - en lengtedoorsneden gemaakt; mochten al eens in enkele coupes de bewuste voorwerpjes ontbreken. dan trof ik ze bij snijden op een andere plaats toch telkens weer aan. In praeparaten, waarin zich wortelharen bevonden, zag ik in zeer enkele gevallen deze wortelharen over hunne geheele lengte gevuld met de vreemde lichaampjes, die er juist in pasten en dus alle vlak achter elkaar lagen. De mikrofotografie, gereproduceerd op pl. X, fig. 1, laat eenige van deze wortelharen zien.

De vorm der lichaampjes (zie pl. X, fig. 4) was onregelmatig ovaal, min of meer spoelvormig, dikwijls met een platten kant en een iets toegespitsen punt; de gemiddelde lengte bedroeg 12—15 mikron, de dikte 5 mikron, met geringe afwijkingen. De kleur scheen soms iets naar het zeer licht blauwe te zweemen; dikwijls waren de lichaampjes voorzien van talrijke, grootere of kleinere sterk lichtbrekende korreltjes of bolletjes; soms ook was de inhoud van meer granuleuzen aard; bij reactie met osmiumzuur werden deze lichtbrekende bolletjes zwart, zoodat het vetdroppeltjes schenen te zijn. Bij enkele individuen meende ik terzijde van het lichaam een soort van instulping of insnijding te zien. Een kern kon ik niet waarnemen; het optreden van plasmolyse heb ik bij meerdere exemplaren kunnen vaststellen.

Werd mijn belangstelling reeds sterk gewekt door deze mij onbekende voorwerpen, die ik wegens hun geregelde aanwezigheid in de zieke wortels, in verband met de behoudens enkele uitzonderingen voortdurende afwezigheid van schimmels en van bakteriën in eenigzins belangrijk aantal, wel er van verdenken moest iets met de ziekte te maken te hebben, deze belangstelling steeg ten top, toen ik enkele individuën zich zeer duidelijk zag bewegen! Ofschoon ik dit slechts hoogst zelden waarnam, is hier toch geen misverstand of gezichtsbedrog mogelijk; bijna alle heeren aan het Instituut, en ook nog enkele anderen, die toevallig op mijn laboratorium kwamen, terwijl ik met deze praeparaten bezig was, kon ik exemplaren in beweging laten zien. In één geval zag ik zeer duidelijk, dat een voorwerp langs den wand van een cel gleed, om daarna over den wand heen in een aangrenzende cel te kruipen, daarin dook, om het zoo maar eens te zeggen, en een

oogenblik later zich weer terug begaf naar de eerste cel. Anderen zag ik om hun eigen as draaien, terwijl ik een paar malen kon constateeren, dat een exemplaar, dat zich in een bepaalden hoek van een cel bevond, zich langzaam naar een anderen hoek begaf. Dergelijke bewegingen zijn niet te verklaren door aan te nemen, dat wij hier met de gewone Brown'sche beweging te doen hadden; ook zijn de onbekende lichaampjes daarvoor wel wat groot. Ik zag de bewegende voorwerpen gewoonlijk in cellen bij de grens van het gezonde gedeelte, waarin er zich nog slechts enkele bevonden; wanneer de cellen zeer vol er mede waren, zag ik ze niet bewegen; ook exemplaren, die vrij onder het dekglas, dus buiten het weefsel lagen, bewogen zich niet. Indien het geen beweging uit eigen kracht was, die de lichaampjes vertoonden, kan ik dit bewegingsverschijnsel alleen verklaren door aan te nemen, dat het veroorzaakt werd door zeer beweeglijke staafjesvormige bakteriën, die ik inderdaad herhaaldelijk in de nabijheid zag. Deze bakteriëen moeten dan de bewegende exemplaren voortgeduwd hebben, hetgeen nu wel niet heel waarschijnlijk is, maar toch ook niet geheel onmogelijk.

Het is mij nimmer gelukt, waar te nemen, op welke wijze de beweging plaats had; eenig orgaan daarvoor kon ik niet te zien krijgen, ook niet bij verschillende kleuringen om eventueel aanwezige ciliën zichtbaar te maken. Ook door het uitsteken van pseudopodiën, zooals amoeben dat doen, geschiedt de beweging stellig niet; de vorm blijft steeds onveranderd.

Van welken aard zijn nu de beschreven voorwerpjes? Ik moet verklaren het absoluut niet te weten.

Naar mijne meening zijn het vreemde organismen, die in de plant zijn binnengedrongen en zich waarschijnlijk op een of andere wijze in de cellen hebben vermeerderd, zoodat deze er ten slotte vol mede raakten. Het in de cellen aanwezige plasma zou dan verbruikt zijn voor den opbouw dezer organismen, als gevolg waarvan de cellen afsterven; ik kan op geen andere wijze de enorm groote hoeveelheid dezer organismen verklaren in cellen, waarvan de wanden nog onbeschadigd zijn.

Het is mij zeer wel bekend, dat ik mij hier op glad ijs begeef, omdat herhaaldelijk onderzoekers beweerd heb-

ben, nieuwe organismen, gewoonlijk slijmzwammen, in zieke planten te hebben ontdekt, welke organismen later bleken slechts vervormingsprodukten van het plasma te zijn; hen, die misschien mochten meenen, dat ook ik mij aan deze fout schuldig maak, wil ik gaarne mijne praeparaten laten zien; ik ben er van overtuigd, dat zij dan mijne meening zullen deelen. Ook de bij dit artikel gevoegde afbeeldingen maken m. i. deze stelling reeds onhoudbaar; de rijen der lichaampjes in de wortelharen b.v. (pl. X, fig. 3) kunnen toch bezwaarlijk bestaan uit vervormingsprodukten van zoo regelmatigen vorm, als de door mij gevonden organismen hebben. Het optreden van plasmolyse wijst trouwens uit, dat de inhoud uit levend plasma bestaat.

Aangenomen dus, dat het organismen zijn, tot welke groep moeten zij dan worden gebracht? Zijn het dieren of planten? Toen ik voor het eerst de boven beschreven bewegingen zag, meende ik met protozoën, met ééncellige dieren dus, te doen te hebben. Indien protozoën zich bewegen, geschiedt dit gewoonlijk door middel van zweepdraden, die dan echter wel zoo dik zijn, dat zij zelfs zonder kleuring zichtbaar zijn. Ik heb echter reeds medegedeeld, dat ik nooit dergelijke draden heb gezien; er schijnen evenwel ook wel protozoën te zijn, die zich zonder deze organen bewegen. Ik heb in de literatuur nergens iets kunnen vinden over protozoën als oorzaak van plantenziekten; wel vond ik eene mededeeling over het voorkomen van een protozoe in het melksap van *Euphorbia pilulifera*, maar op deze *Leptomonas*-soort lijken mijn organismen niet in het minst.

Een tweede veronderstelling was, dat ik met algen te doen had; inderdaad bestaan er ontwikkelingsvormen van algen, die in uiterlijk wel overeenkomen met de onbekende lichaampjes; zoo lijkt b.v. fig. 2, pl. X, veel op een ontwikkelingsvorm van *Prototheca Krügeri*, door Beyerinck in zijn werk „Mutation bei Mikroben" (Folio Microbiologica, 1912) op Tafel III, fig. 7 afgebeeld. Ook bestaan er een aantal in planten parasiteerende wieren, die echter geen uiterlijke overeenkomst vertoonen met de vreemde voorwerpen. Wanneer deze organismen echter inderdaad ontwikkelingsvormen van algen zouden zijn, is het wel te verwonderen, dat ik nimmer eenige andere ont-

wikkelingstoestand aantrof in een der vele praeperaten, die ik onderzocht.

Ik heb getracht de organismen buiten de plant te kweeken; daarvoor heb ik worteltjes, die er blijkens mikroskopisch onderzoek stampvol mede zaten, doorgesneden en het snijvlak gestreken over agarplaten met spinaziesap, al en niet met toevoeging van een weinig krijt; er trad echter alleen eenige bakteriegroei op; ook liet ik stukjes van zieke wortels, na uitwendige sterilisatie met een uitgegloeide schaar geknipt, op dezelfde voedingsbodems vallen met hetzelfde resultaat. Verder heb ik een aantal der lichaampjes gebracht in druppels zeer verdund moutextract in van Tieghemsche kamers; de eenige verandering, die ik zag optreden, was, dat de wand zich wat verdikte of wat duidelijker zichtbaar werd (pl. X, fig. 2). Prof. Dr. N. Söhngen, wien ik de lichaampjes vertoonde en die mij welwillend van advies diende, is er evenmin in geslaagd ze buiten de plant te kweeken.

Is het mij dus ten eenenmale mislukt, eenige zekerheid te krijgen over den aard dezer X-organismen, zooals ik ze voorloopig wil noemen, evenmin ben ik er in geslaagd aan te toonen, dat zij werkelijk de beschreven ziekteverschijnselen bij spinazie veroorzaken. Ik heb op de volgende wijze gepoogd dit bewijs te leveren. De heer G. Zeldenrust te Warfum, de eigenaar der zieke planten, was op mijn verzoek zoo vriendelijk mij een groot aantal zieke planten, met een kistje grond, waarin die plantjes gegroeid waren, toe te zenden, benevens wat zaad van dezelfde partij, waarmede de grond in de druivenkas bezaaid was geworden.

Met dit materiaal nam ik nu de volgende proeven: de helft van den grond werd gekookt; de gekookte aarde werd weder over twee potten verdeeld, en in de eene dier potten spinaziezaad uit Warfum, in de andere spinaziezaad, in voorraad aan het Instituut, gezaaid; met den ongekookten grond, dien ik voor besmet hield, geschiedde hetzelfde. Een deel van het spinaziezaad uit Warfum werd ontsmet door indompeling gedurende een uur in $^1/_{10}$ % sublimaat oplossing; dit ontsmette zaad werd in een pot met grond van de terreinen van het Instituut uitgezaaid; ter vergelijking zaaide ik in een pot met denzelfden grond niet ontsmet

zaad uit Warfum. Een groot aantal zieke worteltjes werd fijngesneden en de snippers vermengd met grond van het terrein van het Instituut, waarin vervolgens zaad uit onzen voorraad werd gezaaid. Ten slotte begoot ik een pot met Wageningschen grond en dito zaad, toen de plantjes waren opgekomen, met water, waarin meerdere dagen lang zieke plantjes hadden gelegen, die er ten deele in verrot waren, terwijl natuurlijk ook ter controle in een pot met Wageningschen grond Wageningsch zaad zonder eenige verdere behandeling werd uitgezaaid. Ik kreeg dus de volgende serie potten:

I. Zieke grond; Warfumsch, dus misschien besmet zaad.
II. „ „ ; Wageningsch zaad.
III. Gekookte zieke grond; Warfumsch zaad.
IV. „ „ „ ; Wageningsch zaad.
V. Wageningsche grond; ontsmet Warfumsch zaad.
VI. „ „ ; niet ontsmet Warfumsch zaad.
VII. „ „ ; Wageningsch zaad; besmet met versnipperde zieke planten.
VIII. „ „ ; Wageningsch zaad; besmet met aftreksel van zieke planten.
IX. „ „ ; Wageningsch zaad; controle.

Door die serie proeven was het dus mogelijk uit te maken, of de ziekte met het zaad overging, wat hoogst onwaarschijnlijk is, of wel, wat ik voor zeker houd, in den grond zit. In het eerste geval zou dan tevens blijken, of ontsmetting van het zaad helpt, in het tweede of sterilisatie van den grond door koking de ziektekiemen doodt. Ten slotte zou kunnen blijken, of de ziekte met zieke plantjes of met besmet water kan worden overgebracht. Tot mijn grooten spijt hebben deze proeven echter niet het minste resultaat gegeven; in geen der potten trad de ziekte op; wel stierven in verschillende potten een paar plantjes, aan een ziekte in de wortels, waarbij ongeveer gelijksoortige verschijnselen optraden, maar in al deze planten werd bij mikroskopisch onderzoek de zwam *Pythium de Baryanum* als oorzaak gevonden.

Deze proeven hebben mij dus niets wijzer gemaakt. Noch het parasitisme noch de besmettelijkheid zijn bewezen. Prof. Dr. M. W. Beijerinck, die zoo vriendelijk was mijn

materiaal te onderzoeken, is er evenmin in geslaagd bij infectie-proeven resultaten te verkrijgen.

Om te weten te komen, of soortgelijke ziekteverschijnselen bij spinazie meer voorkwamen, heb ik in het begin van April een rondschrijven gericht aan alle Rijksland- en tuinbouwleeraren en controleurs van den Phytopathologischen dienst met het verzoek eens te willen informeeren, of zich in hunne omgeving een dergelijke ziekte had geopenbaard, en zoo ja, mij eenig matriaal ter onderzoek te willen toezenden. Verschillende dezer heeren voldeden met groote welwillendheid aan dit verzoek: echter vond ik in slechts ééne zending, uit Hoorn, de X-organismen terug.

Ofschoon ik dus niet kan zeggen, of de X-organismen inderdaad plantenziekte-veroorzakende protozoën zijn, hetgeen een n o v u m in de phytopathologie zou beteekenen, noch, of zij tot een of andere groep uit het plantenrijk behooren, wilde ik toch deze mededeeling niet in de pen houden. Vooreerst hoop ik, dat in het a.s. voorjaar mij als gevolg daarvan uit meerdere plaatsen zieke spinazieplanten met bovenbeschreven verschijnselen zullen worden toegezonden, zoodat ik de proeven kan herhalen, en ten tweede koester ik de flauwe hoop, dat misschien een lezer mij op weg kan helpen om uit te maken, wat de X-organismen eigenlijk zijn. Groot is die hoop niet, daar verschillende microbiologen, botanici en phytopathologen, die ze in mijne praeparaten zagen, ze evenmin thuis konden brengen als ik. Gaarne ben ik bereid aan belangstellenden. die het mochten wenschen, praeparaten en spiritusmateriaal te demonstreeren.

Wageningen, October 1918.

SHORT REFERATE.

UNKNOWN CORPUSCULES IN DISEASED SPINACH-ROOTS.

BY

T. A. C. SCHOEVERS,

PHYTOPATHOLOGIST IN THE INSTITUTE FOR PHYTOPATHOLOGY AT WAGENINGEN.

The main roots of diseased plants were to some extent shrivelled up and black or brown; the smaller rootlets were absent or diseased in the same manner. In the discoloured areas no mycelium could be found, except in one or two cases out of forty or fifty. In each case however the author found in the cells of the root parenchyma small, somewhat spindle-shaped, more or less oval bodies with smaller and larger fatdrops inside; the size was about $15 \times 5\ \mu$. Some cells were literally filled up with them, as was also the case with some roothairs. See Plate X, fig. 1, 3 and 4. In the vascular bundles the corpuscules were seldom found. The walls of the cells seemed quite intact; only after death they began to rot away. The author has distinctly seen some of these bodies moving; one of them passed from one cell into another and back again; several other persons also saw the queer little things slowly moving. This movement was only very seldom to be seen; the author was unable to see any organs which could bring it about. Although he thinks the bodies moved by their own force, he yet admits the possibility of this movement being caused by strongly moving bacteria, which sometimes were to be seen near the unknown bodies and pushed them from one place to another.

The strange things were shown to several biologists and botanists; till now their true nature could not be determined. Endeavors to cultivate them in artificial media outside the plant were quite unsuccessful; only a small increase in the thickness of the walls could be seen (pl. X, fig. 2). Experiments to prove their parasitism and infectiousness met with no better results.

Although it is by no means proved, the author is inclined to think, that these newly discovered X-organisms, as he proposes to call them for the present, are a form of not yet described protozoa. He would be grateful, if anybody could point out to him with certainty the true nature of these X-organisms, which for the first time were found by him in 1917 in the roots of similarly diseased beans.

BESCHRIJVING VAN PLAAT X.

Fig. 1. Dwarsdoorsnede door een deel van een ziek spinazieworteltje; even links boven het midden een kleine cel, geheel vol met X-organismen; langs de wanden der cellen daaromheen vele dezer lichaampjes.
Vergrooting ± 160 ×.

Fig. 2. Eenige X-organismen met duidelijk zichtbaren wand, in verdund moutextract.
Vergrooting ± 450 ×.

Fig. 3. Wotelheran, geheel gevuld met X-organismen.
Vergrooting ± 250 ×.

Fig. 4. Een aantal X-organismen in een hoek van een cel.
Vergrooting ± 450 ×.

DESCRIPTION OF PLATE X.

Fig. 1. Transverse section of part of a diseased spinach rootlet; a little to the left above the centre a cell, which is quite full of X-organisms; in the adjacent cells many of these little bodies along the walls.
Magnif. ± 160 ×.

Fig. 2. Some X-organisms with clearly visible walls, in diluted malt-extract.
Magnif. ± 450 ×.

Fig. 3. Roothairs, filled up with X-organisms.
Magnif. ± 450 ×.

Fig. 4. Some X-organisms in a corner of a cell.
Magnif. ± 450 ×.

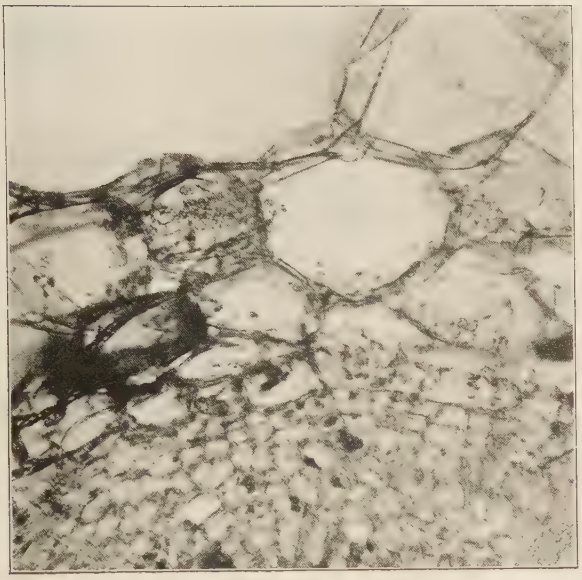


Fig. 1.

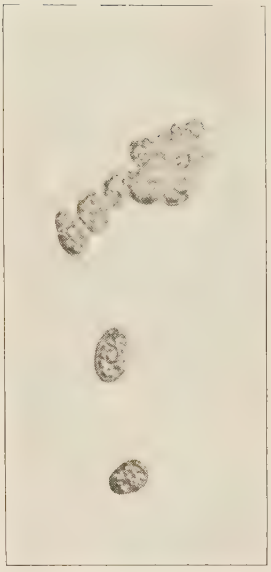


Fig. 2.

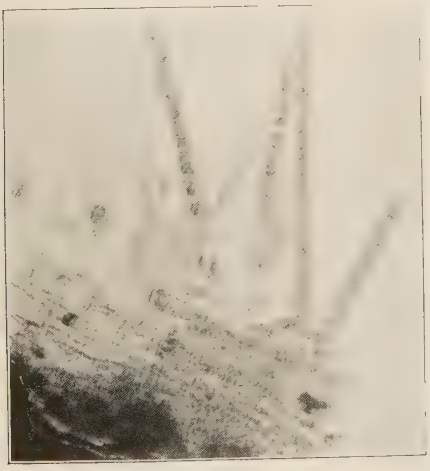


Fig. 3.

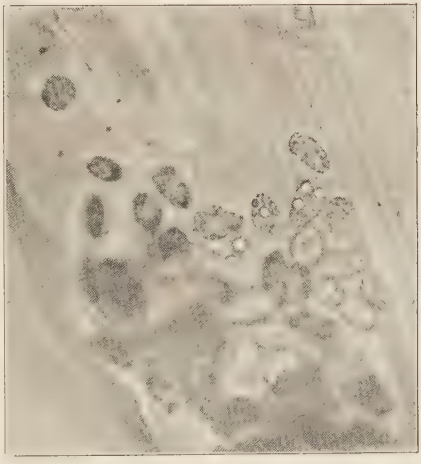


Fig. 4.

Photo J. Boekhorst

INSTITUUT VOOR PHYTOPATHOLOGIE.

PROEVEN MET EENIGE CHEMICALIËN TER BESTRIJDING VAN HET WORTELAALTJE

(HETERODERA RADICICOLA GREEF);

II

DOOR

T. A. C. SCHOEVERS,

PHYTOPATHOLOOG AAN HET INSTITUUT VOOR PHYTOPATHOLOGIE.

In 1917 verscheen in deel XII van de „Mededeelingen van de R. H. L.-, T.- en B. S." een kort verslag van mijne hand over eenige proeven, in 1916 genomen ter bestrijding van het wortelaaltje. Aan het slot van dit verslag werd medegedeeld, dat de proeven in 1917 en zoo noodig in volgende jaren zouden worden voortgezet. In de proefpotten werd na den afloop der proef op 22 Augustus 1916 nog andijvie geplant; deze andijvie vertoonde al spoedig aan de wortels de typische knobbels. Zij bleef eenvoudig in de ingegraven potten staan en stierf gedurende den winter af. Door eene vergissing bleven enkele potten boven op den grond staan; de strenge vorst van 1917 verschafte dus, naar ik meende, eene goede gelegenheid om den invloed van strenge vorst en uitdroging na te gaan, daar deze op den grond staande potten daaraan natuurlijk meer waren blootgesteld dan de ingegravene. Zij werden daarom zorgvuldig gemerkt, en overigens in het voorjaar van 1917 tegelijk met de andere wederom behandeld met de middelen, die in 1916 eenig resultaat hadden opgeleverd en verder met een paar andere stoffen ter vervanging van die, waarmede in het geheel geen succès was behaald. Daar de aaltjes een jaar lang zonder voedsel in den grond kunnen leven, meende ik, dat de potten in 1917 nog voldoende

sterk besmet zouden zijn; de uiterst strenge winter trok echter een streep door die rekening. De ziekte trad in geen der potten op: met uitzondering van een plantje, dat enkele zeer kleine knobbeltjes aan de wortels vertoonde, bleven alle planten volkomen vrij van de ziekte. Het was, toen dit bleek, te laat in den zomer geworden om de proef over te doen, zoodat tot dit seizoen moest worden gewacht. De heer C. KERBERT, kweeker te Monster, die steeds bereid is, zijne medewerking in dergelijke zaken te verleenen, bezorgde mij in het voorjaar eenige zakken besmetten grond uit een warenhuis, waarin de tomaten hevig aan aaltjesziekte hadden geleden. Met dezen grond werden weder dertig groote potten, elk ± 6 L. inhoudende, met een oppervlak van ± 7 dM.², gevuld. Zij werden in 10 groepen, elk van drie stuks, verdeeld, en op 19 Maart op de volgende wijze behandeld:

Groep I. *Formaline* 1½ %: per pot 10 c.M³. handelsformaline in ± ⅔ L. water. (in 1916 had 1 % oplossing wel eenig, maar geen afdoend resultaat gegeven).

Groep II. *Benzine:* in een gat, in het midden van den pot in den grond gestoken tot nabij den bodem, dus ± 20 c.M. diep, werd 15 c.M.³ benzine gegoten; het gat werd daarop direct dichtgestopt en de potten werden met zakken bedekt.

Groep III. *Naphthaline:* in elken pot werd 50 gram fijn gewreven naphtaline zoo gelijkmatig mogelijk tot den bodem toe met den grond vermengd.

Groep IV. *Zwavelzure kali:* per pot 25 gram in 0,6 L. water opgelost.

Groep V. *Kaliloog* 1 %: per pot 5 gram in 0,5 L. water, degelijk met den grond vermengd.

Groep VI. *Carbolineum* 3½ %: per pot 17½ c.M³. in ½ L. water; (2 % gaf in 1916 niet veel resultaat; 5 % had in 1917 een zeer schadelijken invloed op den groei).

Groep VII. *Zwavelzuur* 2%: per pot 10 c.M.³ in ½ L. water.

Groep VIII. *Kalk en zwavelzure ammoniak:* per pot 1½ ons ongebluschte kalk en daarna 12½ gram zwavelzure ammoniak (in 1916 resp. 1 ons en 10 gram) goed door den grond gemengd en vervolgens ½ L. water of iets meer er op gegoten om alles goed nat te maken; daarna de potten met zakken bedekt; dit alles met het doel, om in den grond ammoniak-gas tot ontwikkeling te krijgen, dat de aaltjes doodt. Een sterke ammoniaklucht was spoedig merkbaar.

Groep IX. *Quassia-aftreksel:* 10 gram Quassiaspaanders werden gekookt in ⅙ L. water; na 24 uur natrekken werd het

aftreksel met water tot ½ L. aangevuld en deze hoeveelheid door den grond van elken pot gemengd.

Groep X. *Contrôle:* onbehandeld. [1])

Wegens gebrek aan ruimte in de kas was het niet mogelijk tomatenplantjes daarin op te kweeken; de heer J. Boerma, chef op „de Roghorst", was zoo vriendelijk zich voor mij met dit werk te belasten, en een goede 150 plantjes zoo lang voor mij te kweeken, tot zij na verspening in kleine potjes in een bak verder konden worden aan den groei gehouden.

Van deze plantjes werden begin Mei, toen zij groot genoeg waren, in elken pot 5 stuks uitgeplant. Deze potten bleven verder buiten staan. Op 12 Juni werd voor het eerst uit elke groep één plantje uitgetrokken en op wortelknobbels onderzocht. Hiermede werd geregeld eenmaal per week voortgegaan tot 20 Sept., toen in elken pot één plant, de middelste, was overgebleven, die voorloopig bleef staan. Op 25 October werden ook deze drie planten, die toen toch niet meer groeiden, uitgetrokken. Bij elk onderzoek werd, evenals in 1916, een cijfer gegeven, variëerend van 0 tot 10, waarbij 0 beteekende vrij van, en 10 zeer sterk lijdende aan aaltjesziekte. Als gemiddelde van 15 waarnemingen aan de 15 beschikbare planten van elke groep werd het volgende resultaat verkregen:

Kalk en zwavelzure ammoniak	0
Formaline	0
Naphthaline	1.4
Carbolineum	2.2
Quassia	3.3
Zwavelzuur	3.9
Kaliloog	4.5
Benzine	4.8
Zwavelzure kali	5.1
Controle	5.2

De aantasting was dus over het algemeen minder hevig dan in 1916, hetgeen een gevolg kan zijn van minder ernstige besmetting van den grond, maar misschien ook

[1]) Behandeling met fluoornatrium, dat sterke insecticide eigenschappen bezit, werd volgens het voornemen (zie vorig verslag) in 1917 toegepast; de planten stonden in de proefpotten echter doorloopend zoo slecht, dat er in 1918 geen proef mede werd genomen.

van de voor het wortelaaltje, dat van warmte houdt, ongunstige weersgesteldheid gedurende een deel van den zomer.

Uit deze cijfers volgt dus, dat kalk en zwavelzure ammoniak en formaline, op de beschreven wijze aangewend, *in potten* volkomen afdoende resultaten geven, terwijl naphtaline en carbolineum lang niet onwerkzaam waren; de overige stoffen hadden niet veel resultaat.

Wat den stand der planten aangaat: het best stonden die, welke zwavelzure kali hadden gehad; dan volgden die, welke carbolineum en naphthaline hadden ontvangen, daarop volgden kalk en zwavelzure ammoniak en de contrôle, vervolgens formaline, benzine en quassia, daarna kaliloog en ten laatste zwavelzuur. Daar de stand in de potten van elke groep op zichzelf echter ook zeer ongelijk was, valt hieruit niet met zekerheid iets te concludeeren over de uitwerking van de stoffen op den groei.

Ik ben voornemens in 1919 de proeven met kalk en zwavelzure ammoniak, formaline (als die te krijgen is) en met naphtaline verder door te zetten om de minimumhoeveelheid, die nog afdoende is, te vinden. Ik hoop dan ook in de gelegenheld te zijn, in een besmet warenhuis eenige proeven met deze middelen te nemen.

Wageningen, November 1918.

LABORATORIUM VOOR PLANTENPHYSIOLOGIE.

LICHT UND WACHSTUM III

(DIE ERKLÄRUNG DES PHOTOTROPISMUS)

VON

A. H. BLAAUW.

INHALT.

Seite.

§ 1—10 in der Zeitschr. f. Botanik Jahrg. 6.
§ 11—17 in der Zeitschr. f. Botanik Jahrg. 7.
§ 18. Die Lichtwachstumsreaktion von *Phycomyces nitens* bei Dauerbelichtung ($^1/_8$, 1, 8, 64 und 4096 M.K.) 91
§ 19. Die empfindliche Stelle und die Wachstumszone von *Phycomyces nitens* 110
§ 20. Der positive und negative Phototropismus von *Phycomyces nitens* bei einseitiger Dauerbelichtung 116

DIE LICHTWACHSTUMSREAKTION BEI WURZELN.

§ 21. Einleitung und Versuchsmethode 121
§ 22. Die Wurzeln von *Lepidium sativum* in 2000 und 130.000 M.K.S.; in 1, 64 und 500 M.K. 124
§ 23. Die Wurzeln von *Avena sativa* in 1 Mill. M.K.S., in 1, 64 und 500 M.K. 130
§ 24. Die Wurzeln von *Raphanus sativus* in 8 und 500 M.K. 133
§ 25. Die Wurzeln von *Lepidium, Avena* und *Raphanus* bei einseitiger Dauerbelichtung 135

VERSUCHE MIT DEN WURZELN VON SINAPIS ALBA.

§ 26. Die Wurzeln von *Sinapis alba*. Ihre Wachstumsgeschwindigkeit und die genaue Bestimmung der Wachstumsverteilung 142

§ 27. Die Lichtwachstumsreaktion der Wurzeln von *Sinapis alba* in 300.000 M.K.S., in 8, 64 und 500 M.K. 152
§ 28. Der Phototropismus und die Lichtwachstumsreaktion von *Sinapis*-Wurzeln bei einseitiger Dauerbelichtung.
A. Der Phototropismus bei einseitiger Dauerbelichtung 158
B. Das Wachstum bei einseitiger Dauerbelichtung . 159
C. Die Erklärung des negativen Phototropismus der *Sinapis*-Wurzeln 164
§ 29. Das Problem des Phototropismus und sein Ende . . 173
§ 30. Die Lichtwachstumsreaktion als Anfang weiterer Forschung 188
Literaturangaben 203
Erklärung der Figuren 203

Fig. 1a. Für den Versuch geeignete Kultur von *Phycomyces nitens*.

Fig. 1b. Dieselbe Kultur 24 Stunden später.

Fig. 2. *Phycomyces nitens* mit phototropischen Krümmungen (s. Erklärung der Figuren).

LICHT UND WACHSTUM III
(DIE ERKLÄRUNG DES PHOTOTROPISMUS)

Diese Arbeit ist die Fortsetzung der vorher als Licht und Wachstum I (§§ 1—10) und II (§§ 11—17) in der Zeitschrift für Botanik (Jahrg. 6 u. 7) erschienenen Abhandlungen. Die Untersuchungen wurden teils im Teyler-Laboratorium in Haarlem, später an der „Landbouwhoogeschool" in Wageningen ausgeführt.

§ 18. DIE LICHT-WACHSTUMSREAKTION VON PHYCOMYCES NITENS BEI DAUERBELICHTUNG (1/8, 1, 8, 64 UND 4096 M. K.)

Wie schon in L. u. W. I. S. 642 bemerkt wurde und in L. u. W. II § 14 S. 502 für die Hypokotylen von *Helianthus globosus* ausgeführt ist, müssen wir neben dem directen Einfluss bestimmter Lichtmengen an zweiter Stelle die Reaktion und Anpassung des Wachstums bei einem konstanten Energiezufuhr, d.h. bei Dauerbelichtung, feststellen. Das war für *Phycomyces nitens* in L. u. W. I noch nicht geschehen und ist um so mehr von Interesse, weil die älteren phototropischen Versuche gerade bei einseitiger Dauerbelichtung angestellt wurden.

Ueber Kultur, Photografie und Versuchsmethode.

Da die Sporangienträger als einzelne Zellen ein sehr erwünschtes Objekt für physiologische Untersuchungen bilden und eine zweckmässige Kultur für solche Versuche anscheinend noch vielfach Schwierigkeiten bietet, so will ich nochmals auf die Vorschrifte hinweisen, welche schon in L. u. W. I § 4 gegeben sind. Dabei sei hier noch bemerkt, dass die während längerer Zeit, z.B. in einer Zentralstelle

für Pilzkulturen, auf Gelatine oder Agar in Reagenzgläsern gezogenen Kulturen meistens während einigen Generationen auf dem neuen Substrat (Brot) in frischer Luft weiter gezogen. werden sollen um kräftige Sporangien und Sporangienträger zu bekommen. Vielfach sind die ersten Generationen schwach und wachsen langsam. Wie schon früher gesagt, sollen die Kulturen recht kräftig dezimiert werden durch einbrennen, um am Tage des Versuches aus wenigen kräftigen Sporangienträgern wählen zu können. Dafür sorge man regelmässig 6—10 Kulturen zur Verfügung zu haben.

Die Kulturen müssen ausserdem in trockener Luft gehalten werden. Eine feuchte Atmosphäre macht die Kultur schwächer und beschleunigt die Ueberwucherung von andern Pilzen.

Fig. 1*a* stellt die Photographie einer Pilzkultur dar, wie sie für unsere Versuche gut geeignet ist. Meistens wurden aber noch viel weniger Sporangienträger geschont, indem vor dem Versuche besonders am Rande noch mehrere entfernt wurden. Die Aufnahme derartiger Objekte, wobei die Zelle nur 50—100 μ dick ist und ausserdem stark glänzend, bietet einige Schwierigkeiten. Damit bei einseitiger Belichtung die Lichtrichtung auf der Photographie sichtbar sei, wird der Porzellantopf stark beleuchtet. Die Kultur wird aber im Dunkel gelassen. Die direkte Bestrahlung der glänzenden Sporangien giebt ein gutes Bild, die Sporangienträger aber geben durch starke Reflexe ungewünschte Lichteffekte. Der Hintergrund aus weissem Papier wird hinter der Kultur stark belichtet, hinter dem Topfe aber möglichst dunkel gelassen. Auf diese Weise bekommt man ein recht scharfes Bild dieser Zellen in natürlicher Grösse. Nur kann man auf der Platte um den Sporangiën einen sehr schmalen Lichtring beobachten, welche das Bild aber durchaus nicht schadet. Es ist im Allgemeinen beim Photografieren der naturobjekte die seitliche Belichtung zu empfehlen. Das photografische Bild wird dadurch nicht nur schöner aber anch mehr perspektivisch und macht besonders sehr dünne Details wie Pilzhyphen und Wurzelhaare besser sichtbar. Die Platte lässt diese Einzelheiten weit besser hervortreten als die Reproduktion.

Fig. 1*b* giebt *dieselbe* Kultur 24 Stunden später. Sie taugt jetzt nicht mehr als Versuchsobjekt. Schliesslich füge ich noch die Aufnahme einer Kultur hinzu, welche nach einer

Stunde Dauerbelichtung die stark hervorgeschrittenen Krümmungen zeigt. (Fig 2.) Da die Belichtung bereits eine Stunde gedauert hat, ist die Stelle der maximalen Krümmung schon von der Stelle des maximalen Wachstumsentfernt.

Indem ich zu der Beschreibung der Versuche übergehe, sei hier nur noch bemerkt, dass diese unter denselben Bedingungen ausgeführt wurden, wie schon früher beschrieben ist. Die Temperatur wurde bei der damals beschriebenen thermostatischen Einrichtung mittels zirkulierenden Oels auf genau $17^1/_2{}^0$ C. gehalten. Eine Aufnahme der Einrichtung nebst kurzer Beschreibung ist dieser Arbeit hinzugefügt. (Fig. 16.) Bei der Belichtung wurde das Licht von oben her durch vier Spiegel horizontal auf den Sporangienträger geworfen, welche gegen dem direkten Licht von oben geschützt war. Die Lichtquelle war bei $^1/_8$ M.K. und 1 M.K. eine Walratkerze, bei 8 und 64 M.K. eine Nernstlampe, bei 4000 M.K. die Nitralampe. Die Beobachtungen fanden bei möglichst kurzem und schwachem rotem Licht mit kleinen Intervallen statt. Mit Absicht wurden in einigen Versuchen die Messungen nach Anfang der Belichtung jede Minut vorgenommen um nochmals die merkwürdig scharfe Reaktion von *Phycomyces* genau festzustellen. Das hat aber keinen grossen Vorteil da der Beobachtungsfehler dadurch grösser wird. Die Wachstumsgeschwindigkeit wird bequemlichkeitshalber in μ pro Minut angegeben. Da nun die Stelle des Sporangiums an der Skala nur bis 3—4 μ genau abzulesen war, können die aufgegebenen Zahlen bei Beobachtungen jede Minut 3—4 μ schwanken ohne dass man hierauf einigen Wert zu legen hat. Auf die Frequenz der Beobachtungen, werde ich später noch zurückkommen.

$^1/_8$ M.K.

Das Ergebnis dieser Bestrahlungen war das folgende. Die Tabellen sind so eingerichtet, dass der Anfang der Belichtung auf die Zeit Null gestellt wird. Die Beobachtungszeiten während der Belichtung, geben die Zeit nach Anfang der Bestrahlung (in kleinen Buchstaben), während die dazwischen gestellten gross gedruckten Zahle das mittlere Wachstum des Objektes pro Minut in μ darstellen. Sie geben also die Wachstumsgeschwindigkeit in dem betreffenden Zeitraum.

Tabelle 1. Belichtet mit $4 \times 1/8$ M.K.

43	47	46	48	53	Licht!		47	2	48	3	48	4	48
5	48	6	50	8	68	9	65	10	58	12	50	13	48
15	40	16	43	17	45	18	43	19	41	22	38	24	39
26	45	28	56	30	60	32	53	34	45	35	45	37	46
39	55	41	53	43	48	45	48	47	50	49	49	51	49
54	49	58	49	1.St.1	51	1.4	52	1.7	47	1.10	48	1.14	46
1.18	44	1.22	42	1.27	44	1.31	43	1.36	43	1.42	42	1.47	43
1.57	43	2.St.	38	2.3									

Tabelle 2. Belichtet mit $4 \times 1/8$ M.K.

50	50	53	50	56	53	59	Licht!		51	2	53	5	55
7	70	8	75	9	78	11	70	12	65	13	55	14	48
15	45	16	43	17	40	18	43	19	45	20	45	21	41
23	40	24	40	25	40	26	40	27	45	28	48	29	55
30	55	31	50	32	53	33	50	35	49	37	49	40	49
44	48	47	53	51	53	54	53	58	58	1.St.2	59	1.7	60
1.10	60	1.13	57	1.17	55	1.20	55	1.24	56	1.28	53	1.32	53
1.36	51	1.41	54	1.45	56	1.50	54	1.55	55	2.St.1			

Tabelle 3. Belichtet mit $4 \times 1/8$ M.K.

49	40	52	38	55	38	58	Licht!		40	1	38	5	40
7	45	10	34	12	39	14	39	16	40	18	37	21	37
24	38	27	42	30	40	34	39	39	38	44	37	49	39
56	36	1.St.1	37	1.11	38	1.16	37	1.21	38	1.26	36	1.31	37
1.36	37	1.41	36	1.46	36	1.51	35	1.56	36	2.St.			

Tabelle 4. Belichtet mit $4 \times 1/8$ M.K.

51	33	53	33	55	35	57	35	59	Licht!		35	1	35
3	33	5	34	7	54	9	56	11	51	13	36	15	26
17	26	19	26	21	25	23	28	26	33	29	33	32	33
35	34	38	36	41	34	52	35	1.St.6	38	1.9	40	1.12	39
1.16	35	1.21	39	1.27	39	1.32	36	1.39	34	1.42	35	1.47	37
1.51	36	1.54	35	2.St.									

Tabelle 5. Belichtet mit $4 \times 1/8$ M.K.

51	28	54	28	57	28	Licht!	0	28	3	28	6	33
9	37	12	28	16	27	19	23	23	24	30	26	36	25
43	25	49	26	54	28	1.St.1	28	1.8	29	1.13	29	1.18	28
1.23	28	1.31	28	1.39	29	1.47	29	1.55	29	2.St.2.			

Um eine Uebersicht der Reaktion zu bekommen habe ich diese und folgende Tabellen in Kurven dargestellt. Es war aber nicht leicht aus diesen eine mittlere Kurve zusammenzustellen und ich habe das nur schematisch für 1, 64 und 4000 M.K. getan. Die Hauptsachen, welche sich aus diesen Tabellen ableiten lassen, will ich aber für jede Intensität zusammenfassen. An allen Tabellen (1—5) ist zu ersehen, dass nach einigen Minuten die Wachstumsbeschleunigung eintritt, bald aufhört, in eine Verringerung übergeht, um darauf abwechselnd mehr oder weniger regelmässige, aber geringer werdende An- und Absteigungen zu zeigen, welche bald über, bald unter dem Normalwert liegen.

Die Hauptsachen lassen sich in die folgende Tabelle vereinigen. Die Wachstumsänderung giebt die mittlere Beschleunigung oder Verringerung der letzten halben Stunde.

Tabelle 6.

Anfang der Reaktion nach (Min.)	Maximum		Normaal-wert nach (Min.)	Minimum		Wachstums-änderung in Proz.
	nach (Min.)	in Proz.		nach (Min.)	in Proz.	
8—9	8—9	40	13—15	22—24	20	—5
5—7	9—11	54	13—15	23—27	22	+9
7—10	7—10	15	12—14	18—24	5	$-7^1/_2$
7—9	9—11	65	14—15	21—23	26	$+4^1/_2$
6—9	9—12	32	12—16	19—23	18	+7

Im Mittel ergiebt sich hieraus:

Das Wachstum fängt seine Reaktion erst nach 7—9 Min. an, erreicht seine maximale Beschleunigung sehr schnell nach $8^1/_2$—$10^1/_2$ Min., im Mittel 41%, geht nach 13—15 Min. wieder durch den Normalwert, erreicht ein Minimum nach

21—24 Min. mit einer Verringerung von ± 18%, steigt wieder heran, und wird schliesslich nach An- und Absteigungen ziemlich konstant, kaum (im Mittel 2% ?) oder nicht mehr beschleunigt.

Man sieht also, dass das Wachstum nach der anfänglichen Reizreaktion ruhiger wird und sich dem konstanten Energiezufuhr anpasst.

Tabelle 7. Belichtet mit 4 × 1 M.K.

48	30	51	29	54	28	57	Licht!	30	2	33	4	35
6	40	8	44	10	39	12	34	14	33	16	33	18	31
20	29	22	28	24	25	26	26	28	27	31	28	34	28
37	28	40	27	43	25	46	27	49	27	52	26	55	26
58	26	1.St.3	26	1.8	27	1.14	29	1.19	28	1.22	28	1.26	26
1.30	26	1.35	27	1.40	27	1.44	25	1.49	27	1.54	27	1.57	25

2St.1.

Tabelle 8. Belichtet mit 4 × 1 M.K.

50	40	53	40	56	42	59	Licht!	40	3	40	5	50
7	61	9	68	10	63	11	58	12	55	14	31	16	33
18	30	20	28	24	27	27	32	30	35	31	38	34	36
37	38	41	36	44	38	47	45	50	47	56	50	59	50
1St.2	49	1.5	49	1.9	50	1.14	52	1.22	35	1.27	50	1.30	50
1.33	49	1.37	52	1.40	54	1.45	52	1.50	51	1.54	52	1.58	52

2St.2.

Tabelle 9. Belichtet mit 4 × 1 M.K.

48	28	51	28	54	28	57	Licht!	27	1	26	3	26
5	30	7	35	9	38	12	31	14	24	10	21	18	16
20	18	22	28	26	34	28	31	30	29	32	29	35	27
38	29	41	26	44	23	47	22	51	24	55	23	59	26
1St.2	26	1.5	24	1.9	26	1.14	25	1.17	20	1.21	28	1.25	32
1.29	28	1.32	24	1.37	27	1.40	27	1.43	27	1.46	25	1.50	25
1.53	24	1.56	24	1.59	23	2St.5.							

Tabelle 10. Belichtet mit 4 × 1 M.K.

50	48	53	48	56	48	59	Licht!	49	2	48	5	58
7	68	8	70	9	63	10	58	11	53	12	45	13	43

14	45	16	43	17	43	18	45	19	43	20	46	23	46
25	46	27	53	29	53	31	53	35	52	38	52	41	47
44	48	47	53	50	55	53	54	56	53	59	53	1St.5	52
1.9	49	1.13	52	1.18	53	1.22	50	1.27	53	1.33	51	1.38	51
1.43	49	1.47	52	1.53	53	1.57	52	2St.1					

Tabelle 11. Belichtet mit 4×1 M.K.

51	35	53	35	55	35	59	Licht!		35	1	36	3	36
5	45	7	56	9	48	11	36	14	29	16	33	18	37
21	32	24	34	27	34	30	34	33	35	37	37	40	38
43	38	48	40	52	41	56	41	1St.	41	1.4	40	1.8	39
1.13	40	1.18	38	1.23	37	1.28	35	1.33	35	1.39	35	1.46	34
1.50	34	1.54	33	2St.1									

Zum Vergleich mit der Belichtung in $^1/_8$ M.K. werden die Kardinalpunkte der Reaktion wieder folgendermassen zusammengefasst:

Tabelle 12.

Anfang der Reaktion nach (Min.)	Maximum		Normal nach (Min.)	Minimum		Wachstumsänderung in Proz.
	nach (Min.)	in Proz.		nach (Min.)	in Proz.	
2—4	8—10	50	20—22	24—26	14	—10
5—7	9—10	43	14	24—27	35	+27
5—7	9—12	41	14	18—20	41	—7
5—7	8—9	45	12	16—18	11	+9
5—7	7—9	60	11—14	14—16	17	—3

Woraus sich im Mittel ergiebt:

Das Wachstum fängt seine Reaktion merklich früher, nach $4^1/_2$—$6^1/_2$ Min. an, erreicht die maximale Beschleunigung nach 8—10 Min., zu einem Betrag von 48%, geht nach 14—15 Min. durch den Normalwert, erreicht nach 19—21 Min. das Minimum mit einer Verringerung von ± 28%. Darauf folgen wieder schwächere An- und Absteigungen, wobei meistens ein zweites Maximum hervortritt, bis das Wachstum ruhiger und schliesslich ziemlich konstant wird. Der Endwert ligt bald über bald unter dem Normalwert,

scheint aber im Mittel etwas darüber gestiegen zu sein (3%). Die Kurve aus Fig. 4 wurde schematisiert nach den obigen mittleren Zahlen und nach der Tab. 10, welche dem mittleren Verlauf am nächsten steht.

8 M.K.
Diese Belichtung lieferte die folgenden Tabellen.

Tabelle 13. Belichtet mit 4 × 8 M.K.

41	28	48	26	54	27	Licht!	0	28	2	29	4	33
6	48	8	53	10	48	11	45	13	33	14	33	15	30
16	28	17	30	19	31	21	24	23	24	25	28	27	24
29	24	31	28	33	30	35	30	37	33	40	31	44	31
48	33	53	31	57	31	1St.	29	1.3	30	1.5	27	1.15	30
1.21	27	1.23	25	1.26	26	1.34	30	1.36	30	1.40	30	1.44	31
1.51	30	1.53	29	1.57	31	2St.2.							

Tabelle 14. Belichtet mit 4 × 8 M.K.

50	38	52	35	54	36	56	36	58	36	Licht!	0	36
2	36	4	35	6	45	8	43	10	43	13	43	15	39
17	34	19	32	24	29	26	29	28	33	30	36	32	36
34	36	36	33	38	34	42	34	45	34	52	36	56	43
1St.	40	1.2	42	1.5	40	1.8	43	1.11	42	1.15	43	1.19	43
1.22	45	1.30	41	1.34	45	1.39	45	1.44	43	1.48	45	1.54	42
2St.1													

Tabelle 15. Belichtet mit 4 × 8 M.K.

50	33	52	34	54	31	56	31	58	Licht!	33	1	33
3	33	5	43	7	51	9	48	54	39	13	35	15	35
17	35	19	35	21	35	23	31	25	28	27	30	29	30
31	33	33	36	35	36	37	38	39	38	41	37	44	37
47	38	51	37	54	35	57	35	1St.	36	1.3	37	1.6	38
1.9	38	1.12	37	1.15	38	1.18	39	1.22	38	1.25	35	1.28	35
1.32	37	1.35	38	1.42	35	1.46	35	1.50	35	2.St.1.			

Tabelle 16. Belichtet mit 4 × 8 M.K.

52	50	54	51	55	50	57	51	59	Licht!		51	1	50	
3	50	5	61	7	70	8	60	15	53	21	52	24	47	
28	50	30	50	32	55	34	54	37	54	39	53	42	51	
45	52	51	53	58	52	1St.2	51	1.6	54	1.13	53	1.16	53	
1.23	52	1.30	54	1.34	54	1.40	56	1.48	54	1.54	53	2St.1.		

Tabelle 17. Belichtet mit 4 × 8 M.K.

51	34	53	33	55	34	57	33	59	Licht!		34	1	33	
3	33	5	38	7	48	9	50	10	40	11	40	15	30	
17	33	10	38	21	39	23	39	25	28	29	28	32	30	
35	32	38	30	41	32	44	30	49	29	53	30	58	33	
1St.4	32	1.9	31	1.14	30	1.19	32	1.24	34	1.29	32	1.34	33	
1.39	34	1.44	35	1.49	36	1.54	35	1.58	34	2St.2.				

Tabelle 18.

Anfang der Reaktion nach (Min.)	Maximum		Normal	Minimum		Normal	Wachstums-änderung
	nach (Min.)	in Proz.	nach (Min.)	nach (Min.)	in Proz.	nach (Min.)	
2—4	8—10	93	21	27—31	11	31	+11
6—8	6—8	23	17	24—18	19	30	+21
5—7	7—9	54	23	25—27	15	31	+9
5—7	7—8	40	24	24—28	6	28	+8
5—7	9—10	51	25	27—29	24		+5

Im Mittel ergiebt sich hieraus dass die Reaktion nach $4^1/_2$—$6^1/_2$ Min. anfängt, nach $7^1/_2$—9 Min. die maximale Beschleunigung aufweist, welche ± 52% beträgt. Die Wachstumsgeschwindigkeit sinkt jetzt langsamer als bei 1 M.K., indem das Wachstum nach 15—20 Min. während kurzer Zeit entweder etwas ansteigt oder konstant bleibt, um im Mittel nach 22 Min. unter den Normalwert zu sinken. Das Minimum wird nach 25—29 Min. erreicht und beträgt eine Verringerung von ± 15 %. In den meisten Fällen steigt das Wachstum nach ± 30 Min. wieder oberhalb des Normalwertes und es wird schliesslich eine Geschwindigkeit ange-

nommen, welche in *allen* Versuchen über dem Anfangswert liegt, im Mittel 11 %.

Die bereits kräftigere Belichtung äussert sich hier besonders durch die langsamer eintretende oder von einer zweiten Ansteigung unterbrochene Wachstumsverringerung nach dem ersten Maximum, wie wir das früher schon mehrmals bei starken Belichtungen gefunden haben, und zweitens durch die Wachstumsförderung, welche nach Anpassung an diese Intensität beibehalten wird.

Tabelle 19. Belichtet mit 4 × 64 M.K.

49	30	52	32	55	30	58	Licht!	30	1	30	2	30
3	33	4	33	5	40	6	48	7	50	8	50	9	43
10	33	11	33	12	30	13	25	14	30	15	30	16	33
17	38	19	35	22	30	24	28	26	23	28	28	30	29
32	31	34	35	36	36	38	31	40	30	42	28	45	33
50	32	54	31	58	29	1St.2	33	1.7	34	1.11	35	1.15	30
1.19	33	1.23	31	1.27	30	1.32	31	1.38	31	1.43	30	1.51	32
1.56	29	2St.1	30	2.5	30	2.9	32	2.14	31	2.22.			

Tabelle 20. Belichtet mit 4 × 64 M.K.

45	42	48	43	51	45	54	42	57	45	Licht!	0	45	2	50
4	55	5	70	7	85	8	78	9	70	10		70	11	65
12	60	13	60	14	60	15	60	16	58	18		55	20	58
22	55	24	49	28	48	31	56	34	49	40		46	50	47
54	49	58	51	1St.2	49	1.6	49	1.10	48	1.15		46	1.19	51
1.23	49	1.29	53	1.34	53	1.38	51	1.48	47	2.St.1				

Tabelle 21. Belichtet mit 4 × 64 M.K.

50	28	54	28	57	29	Licht!	0	28	1	30	2	28	3	28
4	33	5	35	6	43	7	45	8	43	9	35	10	31
12	28	14	28	17	33	20	32	23	25	26	23	30	23
33	26	36	26	40	27	45	28	50	29	55	32	1.St.	29
1.7	30	1.12	32	1.17	35	1.22	34	1.27	34	1.32	35	1.37	33
1.42	34	1.47	34	1.52	31	1.57	34	2St.2	34	2.17	36	2.22	

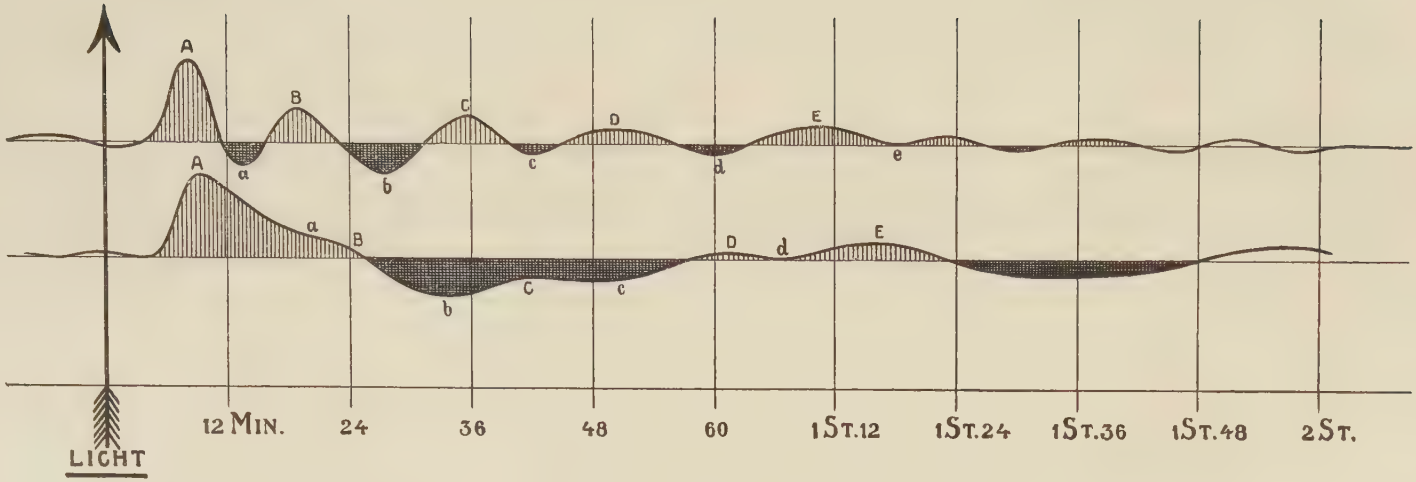


Fig. 3.
Lichtwachstumsreaktion von zwei Sporangienträgern in 64 M.K., genau nach den Beobachtungen. Kurzwelliger und langwelliger Typus. Die korrespondierenden Stellen sind mit denselben Buchstaben angedeutet. Die Schraffierung deutet das Wachstums-surplus und Wachstumsdefizit an.

Tabelle 22. Belichtet mit 4 × 64 M.K.

50	25	53	27	56	24	59	Licht!		26	2	32	6	45
7	50	8	45	9	45	10	35	11	30	12	30	14	30
15	30	16	35	17	35	18	35	19	35	20	35	21	35
22	28	24	20	26	25	27	25	29	28	31	28	33	30
35	30	37	33	42	32	45	32	48	32	51	32	54	32
57	32	1.St.	33	1.3	33	1.6	32	1.9	31	1.15	30	1.19	33
1.28	33	1.32	35	1.35	32	1.38	30	1.41	30	1.45	30	1.49	30
2St.													

Tabelle 23. Belichtet mit 4 × 64 M.K.

51	32	53	31	55	31	57	Licht!		32	1	31	3	31
5	36	7	51	9	46	11	46	13	44	15	41	17	38
19	36	21	35	23	33	25	31	27	25	29	23	32	23
35	23	37	25	40	27	43	26	47	26	51	28	56	31
1St.	32	1.5	30	1.9	33	1.14	35	1.22	31	1.24	30	1.26	28
1.31	28	1.37	28	1.41	30	1.46	32	1.52	34	1.56	33	2.8	

Die wichtigsten Zahlen geben wir in der folgenden Tabelle.

Tabelle 24.

Anfang der Reaktion nach (Min.)	Maximum		Normal	Minimum		Wachstum änderung in Proz.
	nach (Min.)	in Proz.	nach (Min.)	nach (Min.)	in Proz.	
3—4	7—9	67	22	26—28	23	+ 24
2—4	8—9	78	—	—	—	0
4—5	7—8	61	23	26—33	18	+ 14
2—6	7—8	100	24	24—26	25	+ 21
5—7	7—9	65	25—27	29—37	26	0

Die Beschleunigung fängt im Mittel nach 3—5 Min. an, erreicht nach 7—9 Min. die beträchtliche Erhöhung von ± 74 %. Das Wachstum zeigt in vier Versuchen nach einer Verringerung wieder die karakteristische Ansteigung um ± 20 Min.; es bleibt in einem Fall oberhalb des Normalwertes, geht aber in den vier anderen Versuchen nach 24 Min. unter den Normalwert zu der tiefsten Verringerung,

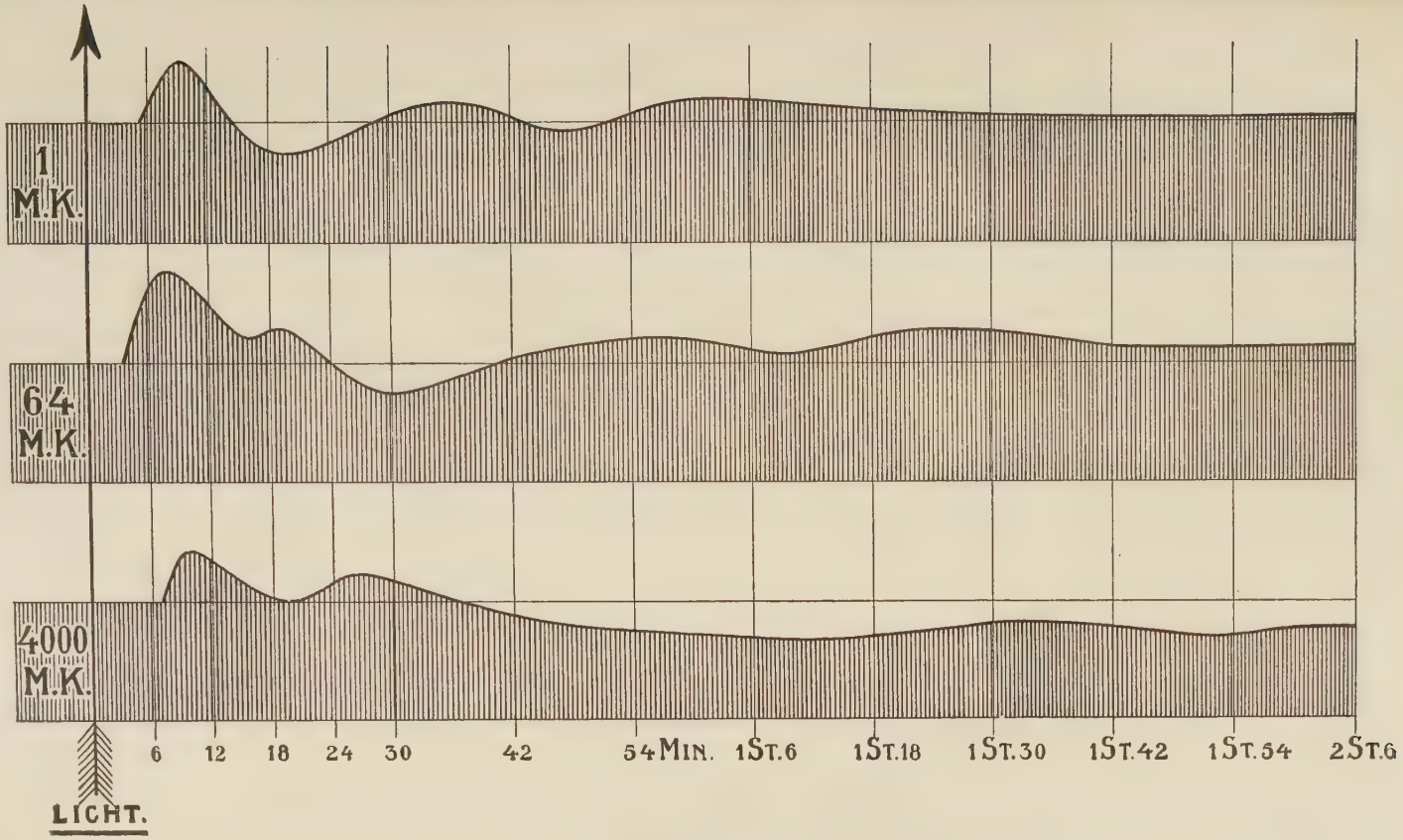


Fig. 4.
Die Lichtwachstumsreaktion von Phycomyces nitens bei Dauerbelichtung in 1, 64 und 4000 M.K. Nach den mittleren Ergebnissen der Tabellen zusammengestellt.

welche nach 26—31 Min. mit ± 23 % erreicht wird und steigt dann in allen Versuchen über das Anfangswachstum. Es zeigen sich dann noch mehrere An- und Absteigungen, sodass der *wellen-artige* Verlauf der Reaktion hier manchmal recht deutlich hervortritt. Am schönsten zeigen das die Versuche aus Tab. 19 und 23, welche in Fig. 3 dargestellt sind. Die Darstellung dieser Versuche hat in so weit einen Nachteil, dass die Zelle hier schliesslich wieder den Normalwert erreicht, während in den meisten Fällen das Wachstum recht beträchtlich (24, 14 und 21 %) gesteigert bleibt. Wir haben daher in der Fig. 4 bei 64 M.K. aus den Hauptzahlen und durch Vergleich der einzelnen Kurven so gut wie möglich die mittlere Reaktion schematisch angegeben.

Es ist nun interessant darauf zu achten, dass man im Allgemeinen bald mehr kurzwellige bald mehr langwellige Reaktionstypen beobachtet. In Fig. 3 habe ich die Tab. 19 und 23 genau nach den gefundenen Zahlen in Kurven gebracht. Die mit einander korrespondierenden Punkte der Kurven sind mit denselben Buchstaben angedeutet. Die erste Kurve zeigt viele kurze Wellen, die zweite wenige lange Wellen. Man kann aber die Uebereinstimmung der Kurven genau verfolgen. Statt zwei Hebungen *A* und *B* mit einer Senkung *a*, finden wir in der zweiten Kurve nur eine Hebung *A B* mit einer Einbiegung *a*; statt zwei Senkungen *b* und *c* mit einer Hebung *C* tritt in der zweiten Kurve eine Senkung *b c* mit einer Aufbiegung *C*; statt zwei Hebungen *D* und *E* mit einer Senkung *d* finden wir wieder *D E* mit einer Einbiegung *d*. Man sieht also wie genau die Beobachtungen die Wellen angeben, und wenn auch die kurzwelligen und langwelligen Typen ziemlich verschieden aussehen, im Grunde lässt sich eine gleiche Anzahl von An- und Absteigungsbestrebungen erkennen! Wodurch nun aber die Wachstumskurve im einen und im anderen Fall so verschiedenartig daraus resultiert, lässt sich nicht entscheiden. Es fragt sich nähmlich, ob dieselbe Zelle von Natur immer mit ungefähr gleichartigen Wellen reagieren würde, oder ob die Form dieser Wellen von bestimmten Umständen oder nur von einer ziemlich zufälligen Koïnzidenz der Reaktion und Anti-reaktion abhängig ist. Wir wollen hier aber nicht auf diese Erscheinung tiefer eingehen.

Es sei aber hervorgehoben, dass die meisten Versuche

einen mittleren Reaktionstypus aufweisen, und dass die Reaktionen der Fig. 3 extreme Fälle darstellen.

4000 M.K.

Es wurden nun einige Versuche in sehr starker Intensität vorgenommen um einen Vergleich mit den mässigen Intensitäten machen zu können.

Das Resultat war das folgende.

Tabelle 25. Belichtet mit 4 × 4000 M.K.

48	33	52	32	55	33	59	Licht!		34	1	33	2	30				
3	28	4	30	5	30	6	38	7	43	8	43	9	48				
10	45	11	40	12	40	13	40	14	35	16	38	18	38				
20	35	22	33	26	35	29	35	33	29	37	28	40	27				
43	25	46	25	49	25	52	23	55	23	59	27	1St.2	27				
1.5	25	1.8	28	1.11	25	1.14	27	1.19	26	1.23	28	1.28	24				
1.33	17	1.38	16	1.44	12	1.49	12	1.54	15	2St.	18	2.7	18				
2.12	19	2.17	16	2.21	15	2.27											

Tabelle 26. Belichtet mit 4 × 4000 M.K.

47	23	50	22	54	23	58	Licht!		22	1	23	3	22				
5	22	7	30	9	24	11	24	13	24	15	22	17	23				
20	28	22	29	24	29	26	28	28	27	31	25	34	24				
37	23	41	20	44	18	47	15	50	18	54	16	57	15				
1St.	15	1.3	15	1.6	14	1.12	13	1.16	12	1.21	12	1.27	14				
1.32	15	1.39	14	1.44	17	1.51	19	1.56	20	2St.2	20	2.6	21				
2.12	20	2.17															

Tabelle 27. Belichtet mit 4 × 4000 M.K.

50	24	53	24	56	25	59	Licht!		25	1	25	3	25				
5	29	7	34	9	36	11	35	13	34	15	30	17	28				
19	28	21	28	23	26	25	28	27	31	31	32	35	33				
39	29	42	22	46	22	50	21	56	21	1St.1	21	1.6	22				
1.11	22	1.16	21	1.21	22	1.26	23	1.31	25	1.36	24	1.41	22				
1.46	19	1.51	17	1.56	22	2St.1	24	2.5	24	2.9	24	2.13	21				
2.17	19	2.23															

Tabelle 28. Belichtet mit 4 × 4000 M.K.

48	23	51	25	54	24	58	Licht!	25	1	25	2	25		
4	25	6	36	8	36	10	33	13	33	15	31	18	25	
21	23	25	28	29	29	32	27	35	25	38	26	41	24	
44	22	48	21	52	20	56	19	1St.	21	1.6	20	1.10	20	
1.14	20	1.17	18	1.21	21	1.25	19	1.29	18	1.34	19	1.38	19	
1.42	21	1.46	19	1.50	19	1.54	19	2St.						

Tabelle 29. Belichtet mit 4 × 4000 M.K.

41	27	46	28	51	28	56	Licht!	29	1	29	3	28		
4	28	5	30	7	33	8	33	9	38	10	33	11	33	
13	29	15	30	17	30	19	31	21	29	23	30	25	30	
28	28	32	28	38	25	42	21	46	21	49	17	53	15	
57	15	1St.2	16	1.8	16	1.11	16	1.14	16	1.17	15	1.20	16	
1.23	16	1.26	17	1.29	19	1.34	18	1.37	20	1.40	21	1.44	20	
1.48	21	1.51	21	1.54	21	1.57	20	2St.						

Wir fassen die Hauptsachen aus diesen Tabellen wieder zusammen:

Tabelle 30.

Anfang der Reaktion nach (Min.)	1es Maximum		1es Minimum		2es Maxim.		Normal	2es Minimum		Wachstumsänderung in Proz.
	nach (Min.)	in Proz.	nach (Min.)	in Proz.	nach (Min.)	in Proz.	nach (Min.)	nach (Min.)	in Proz.	
6—7	9—10	45	14—16	+ 6	16—20	15	22—26	52—59	—30	—48
7—9	7—9	36	15½	0	22—26	32	41	1.16—1.27	—45	—10
5—7	9—11	44	23—25	+ 4	35—39	32	42	50—1.6	—16	—16
6½—8½	6½-10½	44	21—25	— 8	29—32	16	41	1.29—1.34	—28	—24
5—7	9—10	37	?	?	?	?	28—32	53—1.2	—46	—29

Die Reaktion zeigt jetzt einen erheblichen Unterschied mit jener in mässig starken Belichtungen. Schon der Anfang der Beschleunigung ist merklich verspätet (6—8 Min.), der Höhepunkt wird darauf schon nach 8—10 Min. erreicht, beträgt aber nur 41 % oberhalb des Normalwachstums (statt 74 % bei 64 M.K.); es geht die Verringerung im Mittel bis an den Normalwert, (um ± 18—21 Min.), steigt dann nochmals heran, wobei nach 26—29 Min. eine Er-

höhung von 24 % erreicht wird. Nur in einem Versuch ist diese Einsinkung und sekundäre Ansteigung nicht deutlich zu unterscheiden. Das Wachstum geht im Mittel nach 36 Min. durch den Normalwert zu der tiefen Verringerung (33 %) des zweiten Minimums, welche jetzt viel langsamer erreicht wird (im Mittel erst nach 64—74 Min.). Die Lage dieses Minimums ist nicht so scharf ausgeprägt. Bisweilen findet man nach einer Ansteigung später ein noch tieferes Minimum. Das Karakteristische dieser Reaktion in hoher Intensität besteht nun darin, dass die Wachstumsgeschwindigkeit, nachdem sie also nach ± 36 Min. unter den Normalwert gefallen ist, nicht mehr darüber ansteigt und in dem ganzen weiteren Verlauf meistens weit darunter bleibt.

Das Wachstum hat auch nach $2^1/_2$ Stunde noch kein ganz konstanten Verlauf angenommen. Die mittlere Geschwindigkeit zwischen $1^1/_2$ und 2 Stunden weist eine Verringerung von —25 % auf, das ist also ein wesentlicher Unterschied mit den mässigen Intensitäten, welche zu einer Anpassung mit gesteigertem Wachstum führen.

Zusammenfassung.

Wir wollen die gefundenen mittleren Hauptzahlen in eine Tabelle zum besseren Uebersicht zusammenfassen.

Es versteht sich, dass die Anzahl der Versuche zu klein und die Variabilität der Zahlen zu gross ist um die mittleren Zahlen als genau zu betrachten. Man wird aber aufmerken, dass die Hauptzahlen in den verschiedenen Versuchen im Verlauf der Reaktion anfänglich wenig, später mehr aus einander laufen. Die Zeiten des Anfangs, des Maximums, des Normaldurchgangs stimmen also am besten mit einander. Auch stimmen die Zeiten besser als die Prozente, was sich wohl verstehen lässt; denn die Prozente sind nur mittlere Werte und sind also in starkem Masse von der Länge des Beobachtungsintervalls abhängig. Je kürzer die Beobachtungen aufeinander folgen, desto höher wird das Maximum, desto niedriger das Minimum gefunden. Das ist wieder um so mehr der Fall je steiler die Wachstumskurve ist. Daraus erfolgt, das man im Anfang der Reaktion und bei kräftig und kurzwellig reagierenden

Objekten (wie *Phycomyces)* zahlreichere Beobachtungen anstellen muss als im späteren Verlauf der Reaktion und bei langwelliger Reaktion (wie *Helianthus)* oder schwächerer Reaktion (wie *Sinapis*-Wurzeln) der Fall ist.

Tabelle 31.

Intensität (M.K.)	Anfang der Reaktion nach (Min.)	Maximum		Normal	Minimum		End-beschleunigung in Proz.
		nach (Min.)	in Proz.	nach (Min.)	nach (Min.)	in Proz.	
$4 \times 1/8$	7—9	$8\frac{1}{2}$—$10\frac{1}{2}$	+ 41	13—15	21—24	— 18	+ 2
4×1	$4\frac{1}{2}$—$6\frac{1}{2}$	8—10	+ 48	14—15	19—21	— 28	+ 3
4×8	$4\frac{1}{2}$—$6\frac{1}{2}$	$7\frac{1}{2}$—9	+ 52	22	25—29	— 15	+ 11
4×64	3—5	7—9	+ 74	24	26—31	— 23	+ 12
4×4000	6—8	8—10	+ 41	36	64—74	— 33	— 25

Nach der Beschreibung der einzelnen Tabellen haben wir hier nicht Vieles hinzuzufügen. (S. Fig. 4). Wir begegnen wieder gleichartige Erscheinungen wie wir sie früher schon bei Moment-Belichtungen mit *Phycomyces* gesehen haben. Interessant ist es zu beobachten, dass auch hier bei Durchbelichtung mindestens *drei* Minuten verlaufen, bevor die Geschwindigkeit gesteigert wird. Das ist theoretisch eine überaus wichtige Tatsache, weil sie immer bei allen Versuchen und bei jeder Belichtungsweise ohne Ausnahme so auftritt (s. L. u. W. I. u II). Während aber schon 4×30 und 4×210 M.K.S. diese kürzeste Reaktionszeit bewirken, wenn die Lichtmenge in kurzer Zeit (14 Sek.) zugeführt wird, so sehen wir dass die minimale Reaktionszeit mit $4 \times 1/8$, 4×1 und 4×8 M.K. bei Durchbelichtung nicht erreicht wird, obwohl man vor Eintritt der Reaktion resp. schon ungefähr 4×60, 4×240 und 4×2000 M.K.S. zugeführt hat. In 4×64 M.K. erreicht die Reaktionszeit das Minimum.

Die Stelle des Maximums liegt in allen Intensitäten merkwürdig stabil, am frühesten in 64 M.K., am spätesten (aber im Mittel nur $1\frac{1}{2}$ Minut später!) in $1/8$ M.K. In schwächeren Intensitäten, womit ich aber bei diesen Ver-

suchen nicht gearbeitet habe, würde es gewiss wohl später gefunden werden.

Merkwürdig ist es nun zu bemerken, dass die Zuwachsvergrösserung, welche in 64 M.K. den höchsten Wert (im Mittel 74 %) erreicht, in keiner Intensität bei Durchbelichtung zu jenen hohen Werten steigt, wie ich sie bei kurzdauernden Belichtungen von 256 M.K.S. (im Mittel 125—150 % Erhöhung) gefunden habe. Eine Erhöhung mit 100 % hat sogar nur ein Versuch (bei 64 M.K.) aufgewiesen.

Umgekehrt haben wir bei *Helianthus* (L. u. W. II) gerade bei Durchbelichtung eine tiefere Reaktion (Wachstumsverringerung) gefunden als bei allen kurz dauernden Belichtungen.

Die Eindrückung der ersten maximalen Reaktionswelle, wie wir diese als typische Ueberbelichtungserscheinung schon bei *Phycomyces* und *Helianthus* immer wieder begegnet haben, tritt auch hier schon bei 8 M.K. schwach, stärker aber bei 64 M.K. und 4000 M.K. auf. Auch sie ist theoretisch von Bedeutung als eine immer auftretende schöne Illustrierung der Wechselwirkung der zwei antagonistischen Gleichgewichtsreaktionen.

Auf den wellenartigen Verlauf des Wachstums, der aus dieser Wechselwirkung resultiert, haben wir schon oben hingewiesen. Wie bei den kurzdauernden Belichtungen mit bestimmten Lichtmengen die Wellen wieder in die gerade Linie der normalen Zuwachsgeschwindigkeit auslaufen, so sehen wir hier, dass bei Durchbelichtung die Wellen zahlreicher sind und länger anhalten, aber doch schliesslich flächer werden. Da die zwei gegenseitigen Reaktionen sich „mit einander verstehen", werden die Wellen gedämpft, — oder: da die primäre und die Gegenreaktion ein neues Gleichgewicht mit einander eingehen, wird der Verlauf des resultierenden Wachstums wieder ruhiger und konstanter, obwohl noch immer dieselbe Lichtintensität einwirkt. Und das ist gerade die wichtige Erscheinung der Anpassung an einen konstanten Energiezufuhr.

In den geringen Intensitäten führt sie schliesslich zu einer kaum merklichen Abweichung von der Wachstumsgeschwindigkeit im Dunkeln; in den mittleren Intensitäten (8 und 64 M.K.) zu einer beträchtlichen Förderung des Wachstumswertes; in sehr hoher Intensität aber zu einer

sehr auffallenden Verringerung des Zuwachses. Wird das Wachstum in nicht zu starker Intensität bei *Helianthus*-Hypokotylen erst nach ± 4 Stunden ziemlich konstant, bei *Phycomyces* ist das meistens schon nach $1^1/_2$—2 St. der Fall. In hoher Intensität (4000 M.K.) dauert die Anpassung am längsten und ist vielleicht nach 6 St. *(Helianthus)* und 2 St. *(Phycomyces)* noch nicht erreicht. — Ob das Wachstum nach Anpassung an einen bestimmten Energiezufuhr überhaupt wohl zu einem so sehr konstanten Wert führen kann als im Dunkeln, ist noch nicht mit Bestimmtheit zu sagen, aber bei längerem Aufenthalt wohl wahrscheinlich.

Eine andere Frage: wie die Empflindlichkeit des Wachstums für das Licht nach Anpassung an bestimmte Intensitäten abgeschwächt wird, (s. L. u. W. S. 642) kann ich hier noch nicht behandeln, obwohl diese Bestimmung, wenn sie systematisch und quantitativ ausgearbeitet wird, für die Kenntnis der Anpassung von Interesse sein würde.

---

§ 19. DIE EMPFINDLICHE STELLE UND DIE WACHSTUMSZONE BEI PHYCOMYCES NITENS.

In allen früheren Versuchen über den Phototropismus von *Phycomyces* und in den bisherigen Untersuchungen, welche ich über ihre Licht-wachstumsreaktion angestellt habe, wurden immer die 3—5 c.M. hohen Sporangienträger in ihrer ganzen Länge belichtet. Wir wissen aber, dass die Wachstumszone nur auf eine kurze Strecke, wenig unter dem Sporangium, beschränkt ist. Das können wir schon bald wissen aus der Krümmungstelle bei einseitiger Belichtung. Nach den Untersuchungen von Errera ist das Wachstum sogar auf eine Zone von 200 μ — höchstens 1000 μ unter dem Sporangium beschränkt.

Da die wachsende Zone nur eine kleine Strecke dieser sehr langen Zelle einnimmt, so liegt die Frage auf der Hand, ob die Belichtung des ganzen ausgewachsenen Teiles der Zelle für die Wachstumsreaktion wohl oder nicht von Bedeutung ist. Das ist hier um so mehr eine interessante Frage, weil es sich um nur eine Zelle handelt. Bisher

hat man das nur an mehrzelligen Organen zu bestimmen versucht, und gerade hier an dieser einzelnen Zelle ist die Trennung des wachsenden und des ausgewachsenen Teiles viel schärfer ausgeprägt als in jenen Fällen. Da ausserdem die einzelne Zelle nur $^1/_{10}$—$^1/_{20}$ m.M. dick ist, ist die Verbindung des wachsenden und des ausgewachsenen Teiles nur recht schmal. Das ist bei einem derartigen Versuch ein beträchtlicher Vorteil, weil das Licht, welches die belichtete Zone aufnimmt, nur sehr wenig in die nicht-belichtete Zone eindringt. Und gerade damit muss man bei den vielzelligen Organen bis jetzt grosse Fehler gemacht haben. So habe ich während den Versuchen mit *Helianthus*-keimlingen (L. u. W. II) untersuchen wollen, ob die Belichtung der Keimblätter vielleicht in den verdunkelten Hypokotylen die Wachstumsreaktion hervorrufen konnte. Ich habe dazu die Keimpflanze in ein Schächtelchen dunkel aufgestellt, wobei aber die Keimblätter oben hinausragten. Die Durchtrittstelle unter den Keimblättern wurde lichtdicht verschlossen. Wenn nun aber die Keimblätter belichtet wurden, so konnte ich durch ein kleines Loch in das Schächtelchen schauend, deutlich sehen, dass das Licht aus den Keimblätter diffus in den oberen Teil des Hypokotyls eindringt.

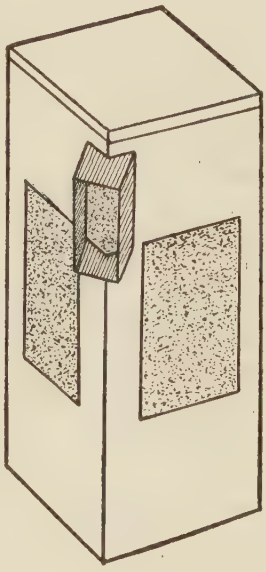


Fig. 5.
Häuschen aus schwarzem Papier um den Sporangienträger seitlich zu belichten während Sporangium und Wachstumszone verdunkelt bleiben, aber bei rotem Licht durch das obere Fenster beobachtet werden können.

Da nun gerade die oberen Millimeter des Hypokotyls schnell wachsen, die Stelle des maximalen Zuwachses vielfach nur 2—6 m.M. vom Fuss der Keimblätter entfernt ist (s. L. u. W. II S. 474), da ist es aus diesen Gründen unmöglich den Einfluss der belichteten Keimblätter auf das verdunkelte Hypokotyl mit Zuverlässigkeit zu prüfen. Und dieses Bedenken wird auch bei vielen älteren Untersuchungen (z.B. in den Versuchen Rotherts bei *Avena* mit einfachen Papierschürzchen) zutreffen. Man konnte im Falle der Hypokotylen von *Helianthus* z.B. nur die oberen Hälften der Keim-

blätter belichten, doch habe ich damals darauf verzichtet. Aus obigen Gründen hoffte ich aber bei *Phycomyces* wenigstens feststellen zu können, ob die Belichtung der ausgewachsenen Strecke des Sporangienträgers irgend einen Einfluss auf das Wachstum ausübt.

Wenn man den Einfluss irgend einer Bedingung auf die Lichtwachstumsreaktion prüfen will, so nehme man als Massstab jene Lichtmenge, welche unter normalen Bedingungen eine maximale Beschleunigung hervorruft, d.h. ± 250 M.K.S. (s. L. u. W. I).

Es wurde aus schwarzem Papier ein viereckiges Häuschen gefaltet, das über die Kultur und den Porzellantopf gesetzt werden konnte (s. Fig. 5). Von dem oberen Rand des Topfes an waren an den vier Seiten Fenster ausgeschnitten bis eine Höhe von 36 m.M. Auf dieser Höhe war innerhalb des Häuschens eine horizontaleit Scheidewand angebracht. In dieser Scheidewand fand sich wieder im Mitten ein viereckiges Loch, anfangs von 15 × 15 m.M., später von $3^1/_2 \times 3^1/_2$ m.M. Als Versuchsobjekt wurde nun eine Kultur gewählt mit 1—4 Sporangienträgern, welche bei der Aufstellung des Versuches, also z.B. zwei Stunden vor dem Anfang der Beobachtungen, ± 34—38 m.M. lang waren. Das Gehäuse wurde so über die Kultur gestellt, dass die 1—4 Sporangienträger, welche für die Beobachtung in Betracht gezogen werden konnten, ungehindert durch die Oeffnung wuchsen.

In dieser dunklen oberen Etage konnte die Versuchszelle dadurch beobachtet werden, dass an zwei gegenüberliegenden Ecken, zwei sehr schmale Fenster ausgeschnitten waren, welche, um das Eindringen von Licht zu verhindern, durch einen Köcher aus Papier in die Richtung der roten Beobachtungslampe und des Fernrohrs verlängert waren.

Das Licht fiel von oben her durch ausgeschnittene Oeffnungen nur auf die Spiegel und wurde von den Spiegeln durch die vier Fenster auf die Sporangienträger geworfen, welche also bis eine Höhe von 36 m.M. bestrahlt wurden.

Der Zuwachs wurde vor und nach der Belichtung mit 256 M.K.S. auf die übliche Weise beobachtet.

In den untenstehenden Tabellen ist für die Länge des

unbelichteten Teils des Sporangienträgers die Länge ohne dem Sporangium und am Moment der Belichtung angegeben. Dafür wurde der Sporangienträger nach Ablauf des Versuches gemessen und die Dicke des Sporangiums mit dem Zuwachs während der Belichtung, abgezogen.

Tabelle 32. Belichtet 36 m.M., dunkel 4 m.M. Oeffnung 15 × 15 m.M.

50 32 53 33 56 31 59 Licht! 32 2 31 5 36
8 38 11 42 15 37 18 32 21 27 24 31 27 33
30

Tabelle 33. Belichtet 36 m.M., dunkel 4 m.M. Oeffnung 15 × 15 m.M.

50 31 53 31 56 31 59 Licht! 29 3 31 6 33 9 42
12 42 15 32 18 24 21 28 24 30 28 32 31 32 34

Tabelle 34. Belichtet 36 m.M., dunkel 4 m.M. Oeffnung 15 × 15 m.M.

13 28 42 27 45 26 58 Licht! 27 2 28 5 30
8 39 11 28 14 20 17 25 20 24 24 23 29 25
32 27 36

In diesen drei Versuchen wird das Wachstum ± 30–35–42 % gesteigert und fängt nach 6—7 Min. zu reagieren an. Die Reaktion ist also schon sehr erheblich herabgedrückt, indem sie sonst bei 256 M.K.S. im Mittel bis 125—150 % steigt und nach 3—4 Min. anfängt. Die Reaktion hat hier ungefähr den Verlauf wie bei einer vollen Belichtung mit 1—4 M.K.S., also wie bei einer ± 100-Mal geringeren Lichtmenge (s. L.u.W. I. S. 666).

Ich gebe jetzt zwei Beispiele, wo der Sporangienträger etwas länger ist, wo also die wachsende Zone schon ein Wenig weiter von den Strahlen entfernt ist.

Tabelle 35. Belichtet 36 m.M., dunkel 8½ m.M. Oeffnung 15 × 15 m.M.

39 35 43 37 46 36 49 35 52 37 55 37 58 Licht! 35
1 37 4 36 7 37 10 38 13 38 16 33 19 32 22 32
25 33 29 34 32 34 35

Tabelle 36. Belichtet 36 m.M., dunkel $9^1/_2$ m.M. Oeffnung 15×15 m.M.

49	36	52	35	55	35	58	Licht!	34	2	34	5	35
8	35	11	35	14	34	17	34	20	34	28	34	26	34
29													

Während im ersten Fall noch eine geringe Wachstumssteigerung von ± 6 % zwischen 10 und 16 Min. zu beobachten ist, bleibt die Reaktion in Tab. 35 ganz aus. Wir sehen, dass der Einfluss der Belichtung von 36 m.M. ganz oder fast ganz aufgehoben ist, wenn die wachsende Zone ± 5 m.M. weiter von der Oeffnung entfernt ist als in den Versuchen der Tab. 32, 33, 34, wo die Wirkung schon sehr stark reduziert ist.

Aber wir fragen jetzt: Findet in den Versuchen der Tab. 32, 33, 34, wo die wachsende und belichtete Zone nur ± 3 m.M. aus einander liegen, wirklich eine Fortpflanzung des Lichtes oder des Lichteinflusses statt? Und wird die weitere Ausschaltung des Lichteinflusses auf das Wachstum in Tab. 35 und 36 wirklich dadurch bedingt, dass die Entfernung der belichteten und der wachsenden Zone zu gross wird um den Lichteinfluss innerhalb des Sporangienträgers noch ± 5 m.M. weiter fortzupflanzen?

Oder dringt noch ein weinig Licht, unabhängig vom Sporangienträger, durch die noch ziemlich grösse Oeffnung eine kleine Strecke ins Dunkel ein? Der Glanz der belichteten Kultur kann z.B. nach oben reflektirt werden.

Um dies zu prüfen wurde jetzt die Oeffnung ± 16-mal verringert, d.h. auf $3^1/_2 \times 3^1/_2$ m.M. reduziert. Ist der Rest der Reaktion irgend einer Fortpflanzung innerhalb des Sporangiums zuzuschreiben, so muss die Reaktion ungefähr dieselbe bleiben; haben wir nur mit Eindringen des Lichtes von untenher zu tun, so muss seine Wirkung bei einer 16-mal geringeren Oeffnung stark herabgesetzt werden. Es folgen hier drei Beispiele:

Tabelle 37. Belichtet 36 m.M., dunkel $3^1/_2$ m.M. Oeffnung $3^1/_2 \times 3^1/_2$ m.M.

50	43	53	44	56	43	59	Licht!	43	2	42	5	42
8	44	11	41	15	40	19	41	23	44	26	42	30	43
34													

Tabelle 38. Belichtet 36 m.M., dunkel 4 m.M. Oeffnung $3^1/_2 \times 3^1/_2$ m.M.

35	32	44	33	54	30	57	Licht!	30	3	32	6	30	
10	31	12	33	14	32	17	30	20	29	24	30	27	30
32													

Tabelle 39. Belichtet 36 m.M., dunkel 4 m.M. Oeffnung $3^1/_2 \times 3^1/_2$ m.M.

47	30	50	30	53	30	56	Licht!	28	2	29	5	30	
9	30	12	30	15	31	19	31	22	29	25	30	28	29
31													

Obwohl die wachsende Zone in diesen Versuchen gleich nah an der Oeffnung liegt wie in den Versuchen 32—34, so ist die Wachstumssteigerung, welche bei 15×15 m.M. noch 30—40% beträgt, bei einer Oeffnung von $3^1/_2 \times 3^1/_2$ m.M. verschwunden.

Wenn also am Sporangienträger von Phycomyces nitens, die oberen 3—4 m.M., worin die Wachstumszone liegt, verdunkelt gehalten wird, so hat die Belichtung des ganzen übrigen Teils (36 m.M.) mit 256 M.K.S., welche Lichtmenge sonst die höchste Wachstumssteigerung hervorruft, nicht den geringsten Einfluss auf den Zuwachs.

Das ist ein merkwürdiges Resultat, denn daraus ergiebt sich an dieser einzelnen Zelle, dass das Licht hier nur wirksam ist in der Zone wo die Zellwand gebaut wird. Man hätte sich nähmlich auch denken können, dass das Licht auf irgend eine Weise den Turgor in der Zelle änderte, und dadurch der Zuwachs gesteigert wurde. Es wäre dann ziemlich gleichgültig, ob die vier oberen m.M. wohl oder nicht mitbelichtet würden. Und wenn die eigentümliche Lichtwachstumsreaktion nur die Folge von einer durch das Licht direkt oder indirekt hervorgerufenen Turgoränderung war, dann konnte diese Wachstumsreaktion bei einseitiger Bestrahlung in einer *einzelnen* Zelle in der Vorder- und Hintenwand beschwerlich ein ungleiches Wachstum hervorrufen.

Aber jetzt wissen wir, dass es bei *Phycomyces* gerade auf die Belichtung der in Aufbau begriffenen Zone der Zellwand ankommt. Und da der (direkte oder indirekte) Einfluss des Lichtes auf das Wachstum in dieser Zelle also stark auf

bestimmte Teile der Zellwand lokalisiert ist, da ist es jetzt auch gar nicht mehr unnatürlich, aber ganz verständlich, dass bei einseitigem Lichteinfall die ungleiche Lichtintensität an Vorder- und Rückseite lokal einen ungleichen Zuwachs bewirkt.

Wer früher vielleicht hieraus ein Bedenken gegen meine Theorie des Phototropismus machte, der wird es jetzt jedenfalls nicht mehr aus diesem Grund tun.

Nachdem hier bewiesen ist, dass die Empfindlichkeit des Wachstums für Licht auf die wachsende Zone beschränkt ist, will ich noch erwähnen, dass bei der nähmlichen Versuchsaufstellung unter einseitiger Bestrahlung die phototropischen Krümmungen ausbleiben, wie ich durch einige Versuche feststellen konnte.

---

§ 20. DER POSITIVE UND NEGATIVE PHOTOTROPISMUS VON PHYCOMYCES NITENS BEI EINSEITIGER DAUERBELICHTUNG.

Wir sind schon durch den vorigen Paragraph noch einmal an die Frage des Phototropismus von *Phycomyces* angelangt. Als ich in der ersten Arbeit über Licht und Wachstum zeigte, dass der Phototropismus von *Phycomyces* bei einseitigen kurzdauernden Lichtmengen aus dem durch die Lichtwachstumsreaktion hervorgerufenen ungleichen Wachstumsverlauf an der Vorder- und Hinterseite der Zellwand resultiert, da war das viel schwieriger als wenn man mit Dauerbelichtung arbeitet. Bei jenen kurzdauernden Belichtungen muss man nähmlich, was den Zeitpunkten und dem Grad der Beschleunigung (resp. Verringerung) anbetrifft, viel mehr in die Details gehen um bestimmen zu können, welche bald vorübergehenden Krümmungserscheinungen aus dem ungleichen Wachstumsverlauf resultieren müssen. Wenn das Licht dauernd ist und die Wachstumsreaktion so wie die Krümmungen weniger vorübergehend sind und mehr stabil werden, da ist die obengenannte Prüfung einfacher. Obwohl die in viele Einzelheiten tretende damalige Untersuchung eine neue Prüfung dieser Lösung des Phototropismus tatsächlich überflüssig macht, so will ich doch der Vollständigkeit wegen auch hier nach der

Feststellung der Lichtwachstumsreaktion in verschiedener Intensität, noch einmal berechnen, welche Krümmungen zufolge der Lichtwachstumsreaktion in diesen Lichtstärken zu erwarten sind.

Bevor ich dazu übergehe, möchte ich noch erinnern an die Ursache, welche das ungleiche Wachstum an verschiedenen Stellen der Zellwand hervorruft, nämlich die ungleiche Intensität, welche bei einseitigem Lichteinfall an verschiedenen Seiten auftritt. Das Licht welches auf das zilindrische Organ fällt, wird nach der Hinterwand hin konzentrirt (s. Fig. 6 L. u. W. I). Man findet gerade dieselbe Sache von SENN (1908) behandelt, wo er den Strahlengang in den zilindrischen *Vaucheria*-zellen beschreibt. Nur sind die Sporangienträger von *Phycomyces* durchsichtiger, u. A. durch den Mangel an Chlorophyllkörner.

Gegen diese Lichtkonzentration nach der Hinterwand, kann man kein Bedenken machen. Doch komme ich darauf zurück, weil man wohl auf etwas andere Weise ein Bedenken vorzubringen versucht hat. Man kann doch (— abgesehen von dem winzigen Lichtverlust beim Durchtritt innerhalb dieser dünnen Zelle —) darauf hinweisen, dass die Lichtmenge, welche durch die ganze Vorderhälfte (180°) in die Zelle eintritt, gleich gross ist wie die Menge welche in die ganze Hinterhälfte anlangt; dass also die Konzentration der Strahlen nach den mittleren Teilen dieser Hinterhälfte mit einer um so geringeren Belichtung der *Seiten* der Hinterhälfte zusammentrifft. Ich brauche jetzt nur darauf zu weisen, dass wir hier gerade das Antwort finden. Denn an der Erreichung der Krümmung sind die wachsenden Teile der Zellwand um so mehr beteiligt je näher sie der *Mitte* der Vorder- und Hintenwand liegen. Da nun das Licht an der Hinterseite viel mehr nach dem Mitte verschoben ist als an der Vorderseite, so ist bei einem Antagonismus der Vorder- und Rückseite, die Belichtung „zu Gunsten" der Rückseite verschoben.

Wir wollen jetzt die in § 18 behandelte Lichtwachstumsreaktion bei Dauerbelichtung noch etwas näher betrachten. Es fragt sich, welche Krümmungen resultieren müssen, wenn zufolge einseitiger Bestrahlung Vorder- und Hinterwand ungleich belichtet sind, also ungleiche Lichtwachstumsreaktionen ausführen.

Um dies zu bestimmen habe ich für jeden Versuch berechnet, wieviel die Zelle nach $^1/_4$, $^1/_2$, 1 und 2 Stunden mehr oder weniger gewachsen war, als wenn sie unbelichtet geblieben war. Wenn z.B. der mittlere Zuwachs pro Minut 32 μ ist, und in der ersten Viertelstunde ein Zuwachs von 576 μ gefunden wird, so ist das Wachstumssurplus $576\ \mu - 15 \times 32\ \mu = 96\ \mu$. Da die absolute Zuwachsvermehrung desto geringer ist je kleiner die Geschwindigkeit (s. L. u. W. I S. 661) so wurde, um den Vergleich der Versuche zu verbessern, das berechnete Wachstumssurplus durch den Zuwachs pro Minut dividiert (s. L. u. W. I S. 664). Wir finden im obigen Beispiel $96\ \mu : 32\ \mu = 3$ „Wachstumsminuten", d.h. der Wachstumsgewinn ist gleich dem Betrag, den die Zelle in 3 Minuten im Dunkel wächst. Durch diese Berechnungen hat sich folgendes Resultat ergeben.

Wachstums-surplus (oder -defizit) in Wachstumsminuten bei Durchbelichtung verschiedener Intensität.

Tab. 40. $4 \times {}^1/_8$ M.K.

	Nach 15 Min.	30 Min.	1 Stunde.	2 Stunden.
	+1,4	+0,1	+2,0	−1,3
	+1,9	−0,3	−0,1	+5,4
	+0,2	−0,2	−1,6	−6,2
	+3,6	+0,3	+0,3	+2,9
	+1,5	−0,5	−0,4	−1,3
Im Mittel	+1,7	−0,1	−0,4	−0,1

Tab. 41. 4×1 M.K.

	+3,4	+5,2	+2,5	−3,4
	+3,5	−0,8	+2,5	+10,0
	+2,1	−0,6	−2,6	+5,6
	+1,5	+0,8	+2,8	+7,8
	+1,1	+0,6	+3,3	+5,9
Im Mittel	+2,3	+1,0	+0,7	+2,9

Tab. 42. 4×8 M.K.

	+6,5	+6,6	+11,5	+18,0
	+1,7	+0,1	−0,4	+10,7
	+3,2	+3,2	+5,9	+13,4
	+2,0	+2,0	+3,3	+6,5
	+2,7	+2,5	−0,2	−0,5
Im Mittel	+3,2	+2,9	+4,0	+9,6

Tab. 43. 4×64 M.K.

	+2,5	+2,1	+ 1,9	+ 3,1
	+5,9	+9,3	+12,6	+32,2
	+2,4	+2,0	+ 1,1	+10,0
	+5,4	+7,7	+14,5	+27,6
	+4,6	+6,4	+ 2,6	+ 2,9
Im Mittel	+4,2	+5,5	+ 6,5	+15,2

Man sieht, dass in mässigen Intensitäten (zwischen $4 \times 1/8$ und 4×64 M.K.) an jeder Zeit die stärkere Belichtung ein grösseres Wachstumssurplus aufweist als die schwächere Intensität in derselben Zeit. Bei einseitiger Belichtung muss also die Hinterseite (d.h. die Seite mit der stärksten Intensität) etwas mehr wachsen als die Vorderseite. Es müssen notwendig positive Krümmungen auftreten.

Tab. 44. 4×4000 M.K.

	+2,5	+3,8	−2,2	−22,8
	+1,1	+3,4	−0,3	−20,2
	+3,6	+5,9	+1,9	− 5,6
	+3,5	+4,9	+3,1	− 8,9
	+1,6	+2,8	−3,6	−24,3
Im Mittel	+2,5	+4,2	−0,2	−16,4

In dieser sehr hohen Intensität ist das Wachstums-surplus stark herabgedrückt und geht später in ein sehr ansehnliches Wachstumsdefizit über. Obwohl ich nur eine hohe Intensität geprüft habe, so lehren die Zahlen schon unabweisbar, dass in sehr intensiven Bestrahlungen negative Krümmungen hervortreten müssen. Und das ist gerade was wir vom Phototropismus dieser *Phycomyces*-zelle kennen.

Obwohl es nun möglich wäre nog weiter in Details die zwischenliegenden Intensitäten auf Krümmungs- und Lichtwachstumsreaktionen zu prüfen um von weiteren Einzelheiten Rechnung zu tragen, so habe ich, als ich so weit gekommen war, davon abgesehen. Denn ich meine, dass ich mit diesen und früheren Versuchen und Berechnungen genug Mühe und mehr als genug Beweise gegeben habe für die Wahrheit, dass auch der Phototropismus von *Phycomyces nitens* notwendig resultiert aus den ungleichen Lichtwachstumsreaktionen der zufolge der Lichtbrechung ungleich belichteten Seiten der wachsenden Zone.

Unter Hinweis auf die Fig. 10 in L. u. W. II S. 524, will ich schliesslich daran erinnern, dass zur Erreichung einer Krümmung von z.B. 10^0, der Längenunterschied zwischen den Mitten der Vorder-und Rückseiten nur $\frac{10}{360} \times 2\pi \times 75\,\mu = \pm 12\,\mu$ zu sein braucht ($75\,\mu$ = Dicke des Sporangienträgers); das ist bei einer mittleren Wachstumsgeschwindigkeit von z.B. $36\,\mu$ pro Minut also $\pm 0{,}3$ Wachstumsminuten. Wir können von dem Intensitätsunterschied der Vorder- und Rückseite bei so ungleicher Verteilung keine zuverlässigen Berechnungen mit Hinsicht auf die Krümmungsbewegung machen. Aber man kan doch aus dieser Berechnung, dass 10^0 Krümmung einen Wachstumsunterschied von 0,3 Wachstumsmin. voraussetzt durch Vergleichung mit den obigen Tabellen jedenfalls einsehen, dass auch in dieser Hinsicht kein Bedenken entstehen kann.

DIE LICHTWACHSTUMSREAKTION BEI WURZELN

§ 21. EINLEITUNG UND VERSUCHSMETHODE.

Nachdem die Reaktion des Wachstums auf bestimmte Lichtmengen und bei Dauerbelichtung verschiedener Intensität erstens an einer einzelnen Zelle, zweitens an einem vielzelligen Organ wie den Hypokotylen von *Helianthus globosus* genau bestimmt war, sollte an dritter Stelle die Lichtwachstumsreaktion der Wurzeln untersucht werden. Wir fanden bei einer Pilzzelle eine positive Wachstumsreaktion (d.h. die primäre Reaktion ist eine Beschleunigung), bei einem Stengel aber eine Zuwachsverringerung. Was würde jetzt die Wurzel zeigen? Wird sie dem Stengel entgegengesetzt reagieren wie die ebenfalls nicht-ergrünungsfähige Pilzzelle? Nach den Literaturangaben war das aber nicht zu erwarten, da man beim Vergleich langdauernder Belichtung und Verdunklung gleich wie bei Stengeln eine Retardation gefunden hatte. Doch war der Unterschied des Licht- und Dunkelwachstums z.B. bei den makroskopischen Messungen Kny's vielfach nicht erheblich, oder sogar nicht immer überzeugend. Unabhängig aber von den Literaturangaben über auf verschiedene Weise angestellte Untersuchungen über den Zuwachs der Wurzeln in Licht und Dunkel, war es erwünscht wieder mit mikroskopischen Messungen den Wachstumsverlauf bei gewissen Belichtungen mit Genauigkeit festzustellen. Darüber haben wir keine genauen Angaben und gleich wie bei anderen Organen ist die Erforschung der primären Reaktion des Wachstums auf Licht unbedingt nötig, bevor man die weiteren Wirkungen des Lichtes mit Frucht analysieren und vergleichen kann.

Ich habe mich anfangs überzeugt, welche Wurzeln sich für diese Versuche am besten eignen und bei der eigen-

tümlichen Versuchsanordnung sich gut aufziehen lassen. Es standen nähmlich anscheinend ziemlich grosse Schwierigkeiten im Wege, um die Versuche in der selben Weise auszuführen wie dies bei *Phycomyces* und *Helianthus* geschehen war.

Es müssten doch die Wurzeln so gezogen werden, dass sie in feuchter Luft regelmässig wuchsen, dass sie von vier Seiten her seitlich bestrahlt werden konnten und dass ausserdem die Wurzelspitze, obwohl in feuchtem Raum, scharf als Silhouette gegen dem von hinten einfallenden Lichte an der Skala ablesbar war. Es hat sich schiesslich die folgende Einrichtung für viele Wurzeln als sehr zweckmässig und einfach erwiesen.

Zwischen zwei Objektgläser wird ein Stück dickes Fliesspapier (oder nach Umständen 2—4 Stücke auf einander) gelegt. Aus diesem Papier war die ganze Mitte herausgeschnitten, sodass nur ein Papierrahmen übrig bleibt (s. Fig. 6—8). Der obere Rand wird in der Mitte durchgeschnitten um die Wurzeln durchzulassen. Das untere Ende wird mit Kork in ein kleines Gefäss festgesetzt und im Wasser eingetaucht, wodurch das Fliesspapier sich tränkt. Auf diese Weise hat man eine feuchte Kammer, worin die Wurzeln vorzüglich wachsen. Durch Hebung und Senkung kann man die Kammer mehr oder weniger feucht machen. Diese Regulierung ist sehr wichtig, weil auf den Wänden sich keine Tropfen bilden sollen, welche die Beobachtung erschweren oder unmöglich machen. Ausserdem wachsen die Wurzeln nicht so gesund und recht, wenn die Wände zu feucht werden. Will man für besseren Luftzutritt den ganzen Unterrand des Fliesspapiers abschneiden, so dass die Kammer an der Unterseite offen ist, so kann man das ruhig tun und nachdem das Papier gut getränkt ist, die Kammer aus dem Wasser nehmen; sie bleibt dann während längerer Zeit feucht genug. Später habe ich statt der Objektgläser die 9×12-Gläser der Photografie benutzt. Die Unterseite wurde für einen grossen Teil offen gelassen für Lufteintritt und nachdem die Wurzel (oder mehrere Wurzeln, s. Fig. 9) in der geräumigen Kammer weit genug gewachsen war, wurde die Kammer vor dem Versuch mit dem unteren Rande aus dem Wasser gezogen, oder höchstens durch an das Papier gelegte Watten feucht gehalten.

Die Samen werden auf feuchtes Löschpapier in grosse Petrischalen gelegt. Wenn sie gerade keimen wird die Schale fast vertikal gestellt, die Samen werden in Reihen geordnet mit der Keimwurzel nach unten. Es ist nötig die Keimwurzel beim Hervortreten schon vertikal zu stellen, weil sie sonst nicht gut in die feuchte Kammer hineingeht oder krumm wächst. Bei einer Grösse von 1—2 c.M. werden die Versuchswurzeln in die einzelnen Kammern gestellt, wobei die Wurzel so auf das eine Glas gelegt wird, dass die Basis oben zwischen den Fliesspapierrändern schliesst. Das zweite Glas wird jetzt auf den Papierrand gelegt und die Kammer aufrecht, aber ein wenig schräge gestellt, so dass die Wurzel dem einen Glas angelehnt bleibt.

Die Kultur der Versuchswurzeln ist jetzt so einfach, die Luftfeuchtigkeit so konstant, das Wachstum und die Ausbildung der Wurzelhaaren so regelmässig und so bequem zu beobachten und zu belichten, dass schliesslich die Wurzeln sich als ein viel bequemeres Versuchsobjekt herausstellten als der Stengel.

Die Wurzeln von *Helianthus globosus,* dessen Hypokotylen schon untersucht waren, erwiesen sich als unbrauchbare Objekte, weil die Wurzeln anfangs sehr dick bleiben, erst später dünner werden und viel zu unregelmässig wachsen. Es sind aber die Wurzeln von *Lepidium sativum, Raphanus sativus, Sinapis alba* und auch die primären so wie die ersten zwei sekundären Wurzeln von *Avena sativa* für diese Versuche gut geeignet. Es wurde mit Absicht *Avena sativa* herangezogen als monokotyle Pflanze und wegen der Empfindlichkeit des Koleoptils für Licht.

Die Versuchsanordnung, die Belichtung, die Beobachtung u.s.w. waren dieselbe wie in den früheren Versuchen. Da die feuchte Kammer im Thermostat zwischen den Spiegeln sich innerhalb eines Raums konstanter Temperatur befand, wurde die Beobachtung nur selten durch einen Beschlag an die Gläser verhindert.

Die Temperatur betrug in sämmtlichen Versuchen 22° C. Um einen möglichen Einfluss der Stengel-belichtung auszuschliessen, wurden in allen Versuchen die Stengel mit schwarzem Papier verdunkelt.

§ 22. DIE WURZELN VON LEPIDIUM SATIVUM IN 2000 UND 130.000 M.K.S., IN 1, 64 UND 500 M.K.

Die Samen liegen 24 Stunden horizontal, und sind nach dieser Zeit grössenteils gekeimt; sie bleiben jetzt noch weitere 24 Stunden vertikal auf Fliesspapier. Einige ausgewählten Versuchsobjekte werden jetzt in feuchte Kammern aufgestellt, worin sie abermals 24 Stunden bleiben, bevor sie zum Versuch verwendet werden (Fig. 6). Die Wurzel wird also am vierten — und bisweilen auch am fünften Tage — beobachtet. Bei weitaus den meisten Exemplaren steigt das Wachstum am dritten Tage schnell heran und erreicht in der zweiten Hälfte dieses Tages die höchste Geschwindigkeit. Bei den meisten Wurzeln geht der Zuwachs darauf langsam zurück. So eignet sich der vierte Tag wohl am besten zum Versuch, wenn die Wurzeln 25—40 m.M. lang sind. Doch giebt es auch Exemplare, welche erst später den maximalen Zuwachs erreichen. Wenn wir uns also ein Versuchsobjekt heraussuchen, so wissen wir nicht mit Genauigkeit, ob es schon über seinem Maximum hinaus ist oder nicht. Eine grosse Zahl von Messungen auszuführen um hieraus zu bestimmen am welchen Tage das Wachstum am konstantesten ist, erwies sich bei diesem Objekt nicht sehr zweckmässig, da man doch bei dem einzelnen Versuchsobjekt unter etwas anderen Bedingungen sich hierauf nicht verlassen kann. Besser ist es also jedesmal aus den Beobachtungen zu ersehen, ob der Wachstumsverlauf, sei es dass diese Linie in Dunkel recht läuft, langsam ansteigt oder langsam sinkt, nach der Belichtung eine — wenn auch schwache — Biegung zeigt. Daran ist — wenn sie sich in den verschiedenen Versuchen wiederholt — die Reaktion, obwohl das Wachstum im Laufe der Stunden langsam steigt oder sinkt, zu erkennen.

Aus den folgenden Versuchen habe ich aber gelehrt, dass dennoch die Feststellung der Lichtwachstumsreaktion sehr schwierig sein kann.

Es stellte sich nähmlich bald heraus, dass die Reaktion bei diesen Wurzeln recht schwach oder sogar zweifelhaft ist.

Als einige anfänglichen schwächeren Belichtingen, z.B. in 1 M.K., kein merkliches Resultat aufgeliefert hatten, so wurde belichtet mit 2000 M.K.S. Da die Reaktion jeden-

falls nicht scharf auftrat und der Zuwachs nicht schnell ist, so wurden keine zahlreichen Beobachtungen angestellt um den Beobachtungsfehler in der Zahl der Wachstumsgeschwindigkeit pro Minut herabzusetzen.

Tabelle 44. Belichtet mit 4 × 2000 M.K.S.

50	15	54	14	58	Licht!		14	2	15	6	15	10	15
18	15	22	15	26	16	31	14	35	15	39	13	47	13
51	13	55	15	59	15	1St.3	14	1.7	14	1.11	15	1.15	15
1.19	14	1.23											

Ist die Verringerung auf 13 μ statt 14—15 μ zwischen 39 und 55 Min. eine wirkliche Reaktion oder nur Zufall? Um dies zu prüfen habe ich es bevorzugt erst grössere Lichtmengen zu verwenden.

Tabelle 45. Belichtet mit 4 × 130.000 M.K.S.

39	16	44	15	49	15	54	15	59	Licht!		16	3	15
8	16	13	15	18	15	23	14	28	15	33	14	38	15
43	14	48	15	53	15	58	15	1St.3	15	1.8	15	1.18	15
1.28	15	1.38	16	1.48	15	1.58	15	2St.8					

Tabelle 46. Belichtet mit 4 × 130.000 M.K.S.

44	14	49	15	54	15	59	Licht!		15	3	15	8	14
13	13	23	13	33	13	43	14	53	14	1St.3	14	1.13	14
1.23	15	1.33	15	1.43	15	1.53	15	2St.3					

Tabelle 47. Belichtet mit 4 × 130.000 M.K.S.

45	11	50	11	55	11	Licht!		0	11	5	11	10	11
15	11	20	9	25	11	31	12	36	11	41	10	48	10
51	11	56	11	1St.1	11	1.6	11	1.11	11	1.16	10	1.21	11
1.31	11	1.36											

Tabelle 48. Belichtet mit 4 × 130.000 M.K.S.

40	18	45	19	50	17	55	18	Licht!		0	18	5	19
10	18	15	19	20	18	25	19	30	19	35	17	40	18
45	20	50	17	1St.	18	1.10	18	1.20	17	1.30	19	1.40	

Tabelle 49. Belichtet mit 4 × 130.000 M.K.S.

40	18	44	17	48	18	52	17	56	18	Licht!	0	17	4	18
8	17	12	16	20	17	28	16	36	15	44		17	48	17
52	15	1St.	15	1.8	16	1.16	16	1.24	16	1.32		16	1.40	15
1.48	16	1.56	15	2St.4	16	2.11								

Tabelle 50. Belichtet mit 4 × 130.000 M.K.S.

43	16	47	17	51	16	55	17	59	Licht!			16	7	15
15	15	19	16	23	14	27	14	33	15	37		15	43	15
47	14	51	15	55	14	1St.3	15	1.11	15	1.19		14	1.23	15
2St.30	15	2.34	15	2.38	16	2.42	16	2.46	15	2.50				

Es wird nun recht schwierig zu bestimmen, ob wir es hier mit einer Lichtwachstumsreaktion zu tun haben oder nicht. Jedenfalls ist im Vergleich mit den früheren Erfahrungen die Empfindlichkeit für diese Lichtmenge erstaunend schwach.

Sehen wir uns die Tabellen näher an um einen bestimmteren Urteil darüber zu gewinnen.

	Geschwindigkeit (am Anfang)	Idem	nach	Idem am Ende
Tab. 45.	$15^1/_2$	$14^1/_2$	23—48 Min.	$15^1/_4$
Tab. 46.	± 15	13	13—43 „	15
Tab. 47.	11	—	—	11
Tab. 48.	18	—	—	18
Tab. 49.	$17^1/_2$	—	—	$15^1/_2$
Tab. 50.	$16^1/_2$	$14^1/_2$	23—51 „	$15^1/_2$

Wir sehen dass der Wachstumsverlauf, der in zwei der sechs Versuchen sinkt, nur in drei der sechs Fällen ungefähr in derselben Zeit (20 à 45 Min.) eine schwache Biegung, d.h. eine Verringerung von ± 10 % aufweist. Auch in Tabelle 50, wo die normale Zuwachsgeschwindigkeit anscheinend langsam sinkt, würde man denn och eine vorübergehende Wachstumsverringerung annehmen können.

Die Andeutung einer Reaktion bei dieser grossen Lichtmenge ist aber so schwach, dass ich sie noch als zweifelhaft ansehen müsste.

Es wurden daher die Versuche mit Dauerbelichtung fortgesetzt.

Tabelle 51. Belichtet mit 4 × 64 M.K.

42	16	47	17	52	16	57	Licht!		17	3	16	9	17
14	17	19	16	24	17	29	17	39	15	49	15	55	15
59	15	1St.9	15	1.19	15	1.29	16	1.39	16	1.49	16	2St.42	16
2.52	16	3.2	17	3.12	17	3.22	17	3.32					

Tabelle 52. Belichtet mit 4 × 64 M.K.

41	15	46	14	53	14	58	Licht!		15	3	15	8	15
13	14	23	13	28	13	33	13	43	13	54	13	1St.4	14
1.15	13	1.25	12	1.35	13	1.45	14	1.55	14	2St.5	15	2.15	14
2.26	14	2.36	15	2.46									

Tabelle 53. Belichtet mit 4 × 64 M.K.

48	13	52	13	56	13	Licht!	0		12	5	12	10	12
15	9	20	9	25	10	30	11	37	12	45	12	51	11
56	10	1St.1	11	1.6	12	1.11	12	1.16	12	1.26	11	1.36	12
1.51	13	2.11	13	2.26	13	2.36	13	2.46	13	2.57			

Tabelle 54. Belichtet mit 4 × 64 M.K.

40	13	45	12	50	12	55	12	Licht!	0		12	5	13
10	12	15	12	20	12	25	12	30	12	35	12	40	12
50	12	55	11	1St.5	11	1.10	12	1.15	11	1.20	11	1.25	12
1.30	12	1.35	12	1.40	11	1.45	12	1.50	12	1.55	13	2St.1	13
2.6	12	2.11	13	2.17	12	2.21							

In diesen vier Versuchen ist die Wachtstumsgeschwindigkeit nach $2^1/_2$—$3^1/_2$ Stunde ebenso gross wie am Anfang. Eine kleine Wachstumsverringerung ist aber in allen Versuchen (am wenigsten in Tab. 54) zu beobachten.

	Dunkelwachstum	Mittlere Geschwindigkeit	zwischen	am Ende
Tab. 51	$16^1/_2$ μ	15 μ	39—1 St. 29	17 μ
Tab. 52	$14^1/_2$ „	13 „	23—1 St. 45	$14^1/_2$ „
Tab. 53	± 13 „	9 à 11 „	15—1 St. 6	13 „
Tab. 54	± $12^1/_2$ „	± $11^1/_2$ „	55—1 St. 45	$12^1/_2$ „

Eine schwache Lichtwachstumsreaktion ist hier also unzweifelbar zu erkennen. Die Herabdrückung von 13 auf 9 μ (zwischen 15—25 Min.) ist eine Ausnahme und vielleicht einer Zufälligkeit zuzuschreiben. Die Wachstumsverringerung beträgt ± 10 % während einiger Zeit. Es ist möglich, dass die schwache Reaktion damit noch nicht ganz abgelaufen ist und später also nach drei Stunden die Verringerung schwächer wiederholt wird. Das ist aber bei einer so geringen Andeutung nicht leicht festzustellen, so dass ich davon abgesehen habe. Es wurden aber Versuche angestellt in 500 M.K. um zu sehen, ob die Reaktion darin kräftiger wird.

Tabelle 55. Belichtet mit 500 M.K.

51	4	54	15	57	15	Licht!	0	14	3	14	7	15
12	13	17	14	22	13	27	12	32	12	40	13	46	13
51	13	58	13	1St.2	14	1.7	14	1.12	15	1.17	16	1.22	16
1.27	17	1.32	17	1.37	16	1.42	17	1.47	17	1.52	17	1.57	16
2St.2	17	2.7	16	2.12									

Tabelle 56. Belichtet mit 500 M.K.

48	19	51	19	54	18	57	19	Licht!	0	18	4	18
9	16	14	15	19	16	24	17	29	15	34	17	40	17
48	17	53	18	59	17	1St.4	17	1.9	19	1.14	19	1.23	19
1.28	19	1.39	19	1.49	19	1.59							

Tabelle 57. Belichtet mit 500 M.K.

34	15	38	15	42	14	46	14	50	15	54	15	56	14
Licht!	0	14	4	15	13	15	17	15	21	15	25	14
29	14	33	15	37	15	41	15	45	13	49	14	53	16
57	15	2St.16	16	2.20	16	2.24	15	2.28	15	2.32			

Tabelle 58. Belichtet mit 500 M.K.

36	13	48	12	54	14	Licht!	0	13	6	14	12	12
18	14	24	13	30	13	36	13	42	13	48	13	54	13
1St.	14	1.6	13	1.12	13	1.18	13	1.24	14	1.36	14	1.42	

	Dunkel-wachstum	Mittlere Geschwindigkeit	zwischen	am Ende
Tab. 55	14½	12½	22—1 St. 2	16½
Tab. 56	18½	16	9—34 Min.	19
Tab. 57	14½	—	—	15½
Tab. 58	13	—	—	13½

Die vier Beispiele, welche ich hier anführe, geben wieder ein zweifelhaftes Resultat. Ist in Tab. 55 und 56 eine deutliche Verringerung von 15 à 20 % zu beobachten, wie wir dies erwarten konnten, die Tab. 57 und 58 geben neuen Zweifel ob wir hier mit einer wirklichen Lichtwachstumsreaktion zu tun haben.

Die Versuche mit *Lepidium*-Wurzeln haben mir viel Mühe und Zeit gekostet, denn es ist recht schwierig sichselbst zu überzeugen, ob die Lichtreaktion besteht oder nicht. Viele anfängliche Versuche habe ich hier wegen ihres zweifelhaften Resultates nicht angeführt und schliesslich ist hier eine Serie gegeben, welche so sorgfältig möglich ausgeführt war.

Dass die Reaktion in 500 M.K., obwohl bisweilen stärker als in 64 M.K., doch zweifelhafter ist wie in der geringeren Intensität, kann vielleicht der Ueberbelichtung zuzuschreiben sein, welche wir schon mehrmals beobachtet haben, und wobei die Wachstumsreaktion komprimirt wird, d.h. wobei die primäre Reaktion durch die Gegenreaktion stärker aufgehoben wird als in der etwas geringeren Lichtmenge (s. L.u.W. I S. 675, II S. 498).

Fasse ich nun das Resultat für die *Lepidium*-Wurzeln zusammen, so kann ich das Folgende sagen:

Die Wurzeln von Lepidium sativum haben im Vergleich mit Phycomyces und Helianthus-Hypokotylen eine erstaunlich geringe Empfindlichkeit für das Licht. Belichtungen mit 130.000 M.K.S., welche da zu heftigen Reaktionen Anlass geben, führen hier zu einer kaum messbaren Reaktion. Nur bei Dauerbelichtung in 64 M.K. kann meistens eine schwache Wachstumsverringerung bis zu ± 10 % während ± 60 Minuten beobachtet werden. Will man den Mass dieser Reaktion mit derjenigen von *Helianthus* vergleichen (s. L.u.W. S. 479), so sehen wir, dass eine Belichtung mit 4 M.K.S. bei *Helianthus*-Hypokotylen, was der Zeit und Tiefe der Verringerung anbetrifft, ungefähr dieselbe Reaktion hervorruft

wie eine Durchbelichtung mit 64 M.K. und eine kräftigere Reaktion als 130.000 M.K.S. bei den *Lepidium*-Wurzeln. Weil ausserdem das Licht bei den dünneren Wurzeln viel besser eindringt als bei den *Helianthus*-Keimlingen, so kann man schliessen: *das Wachstum der Wurzeln von Lepidium sativum ist mindestens 30.000 Mal weniger empfindlich für Licht als bei den Hypokotylen von Helianthus globosus.*

Stengel-Belichtung.

Da wir aus den phototropischen Krümmungen der *Lepidium*-Stengel die Lichtempfindlichkeit ihres Wachstums kennen, so habe ich noch einige Versuche angestellt, ob nicht vielleicht die Belichtung des Stengels eine Reaktion des Wachstums in der Wurzel hervorruft. Da hier die wachsende Zone der Wurzel genügend weit vom Stengel entfernt ist, so war es hier möglich die Wachstumszone, während der Stengelbelichtung, vollkommen dunkel zu halten.

Die feuchte Kammer mit der Wurzel wurde dazu in schwarzes Papier gewickelt, am oberen Rande beim Stengeldurchtritt gut verschlossen. Weiter wurden an der Stelle der Wurzelspitze kleine Fenster ausgeschnitten, welchen nach dem Beobachtungslicht und nach dem Fernrohr hin kleine Papierröhren aufgesetzt wurden, damit kein Versuchslicht auf die Spitze fallen konnte.

Der Stengel wurde jetzt längere Zeit mit 64 und später mit 500 M.K. bestrahlt. Eine Reaktion des Wachstums der Wurzel habe ich nicht beobachten können, weshalb ich keine Versuchstabellen darüber hier aufnehme.

---

§ 23. DIE WURZELN VON AVENA SATIVA IN 2 MILL. M.K.S., IN 1, 64 UND 500 M.K.

Wie schon bemerkt wurde, habe ich weiter die Wurzeln von *Avena sativa* gewählt, um auch eine monokotyle Pflanze in die Untersuchung zu beziehen, und zweitens wegen der bekannten Empfindlichkeit der Koleoptilen für Licht. Die Wurzeln liessen sich recht gut ziehen in den kleinen feuchten Kammern, wo nicht nur die primäre, sondern auch die zweite, dritte und vierte Wurzel sich gut entwickeln (s. Fig. 8). Gewöhnlich wurde nur die primäre Wurzel für den Versuch verwendet, weil sie am besten vertikal wächst und in der

Fig. 6. Fig. 7. Fig. 8.

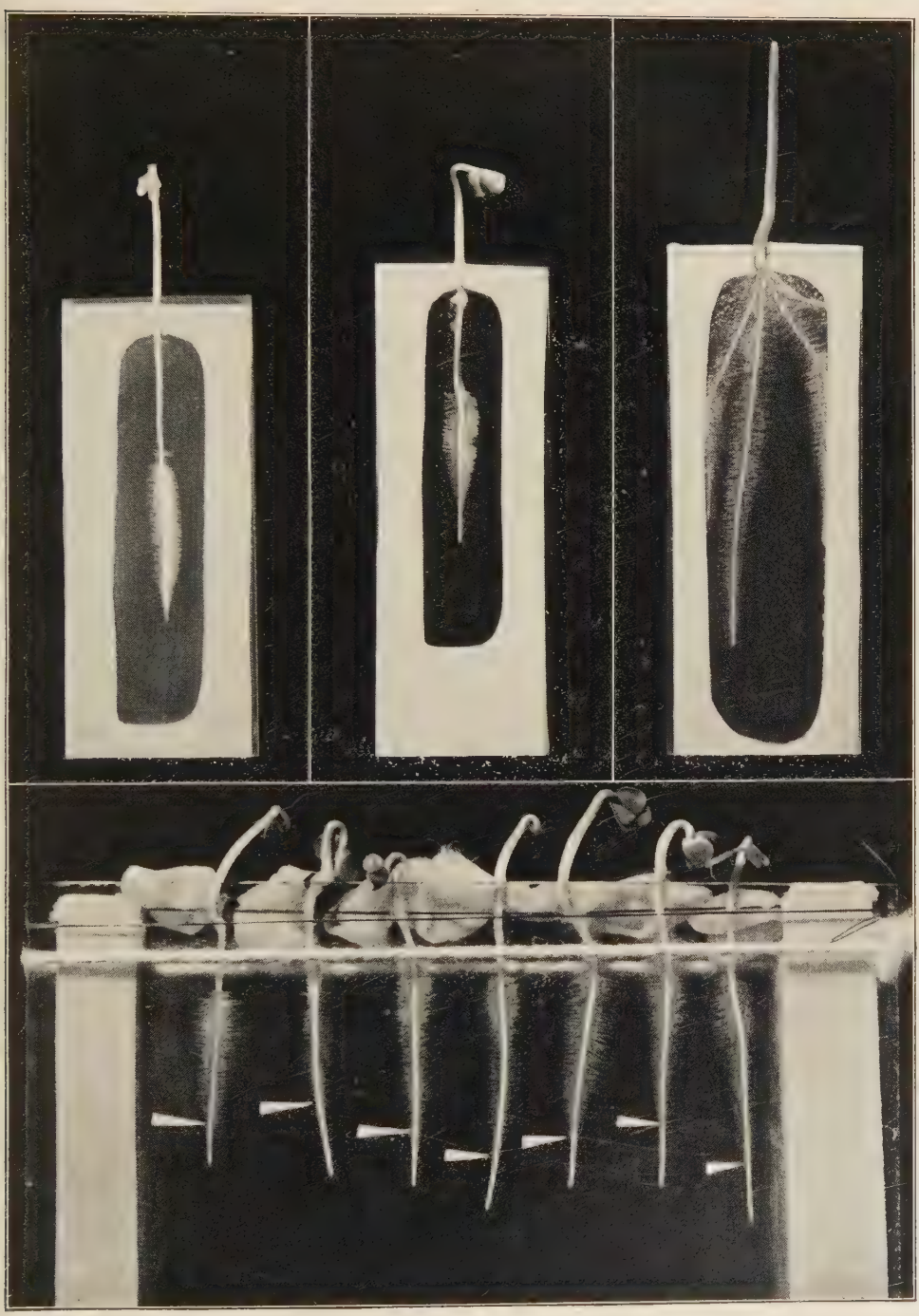


Fig. 9.

Fig. 6. Wachstum der *Lepidium*-Wurzeln in einer feuchten Kammer aus Objektgläsern und Fliesspapier.

Fig. 7. Wachstum der *Raphanus*-Wurzel in der feuchten Kammer.

Fig. 8. Wachstum der *Avena*-Wurzel in der feuchten Kammer.

Fig. 9. *Raphanus*-Wurzeln während acht Stunden einseitig mit 8 M.K. belichtet. (Zwischen Gläsern bei reichlichem Luftzutritt). Die weissen Marken zeigen den Zuwachs während der Belichtung. Kräftiges Wachstum ohne Krümmungen.

Mitte bleibt. Am vierten oder am fünften Tag, nachdem die Samen zu weichen gesetzt waren, konnten die Wurzeln verwendet werden. Dabei wurde der Stengel wieder verdunkelt gehalten.

Als Belichtungen mit geringeren Lichtmengen keine Reaktion hervorrufen konnten, wurde schliesslich noch mit 1 Million M.K.S. (180 Sek. × 6000 M.K.) belichtet. Hieraus ergab sich:

Tabelle 59. Belichtet mit 4 × 1 Mill. M.K.S.

24	13	28	12	32	13	36	13	40	13	44	12	48	12
52	11	56	11	Licht! 0	11	4	12	8	13	11	13	15	13
19	13	23	13	27	13	31	13	35	11	39	12	47	12
51	12	55	11	59	12	1.St.4	12	1.8	12	1.16	13	1.24	

Sogar mit dieser erheblichen Lichtmenge kein Spur eines Reaktionsanfangs innerhalb 90 Minuten.

Es wurden jetzt Dauerbelichtungen angewendet, anfangs mit 1 M.K., welche Intensität aber keine Reaktion hervorruft, z.B.:

Tabelle 60. Belichtet mit 4 × 1 M.K.

44	26	48	27	52	27	56	Licht!		27	5	25	10	27
17	26	21	26	26	25	31	27	36	26	41	25	46	25
51	26	57	26	1St.2	26	1.7	24	1.12	25	1.17	26	1.24	24
1.29	25	1.44	27	1.49	26	1.55	26	2St.	27	2.6	26	2.10	

Belichtungen mit 64 M.K. lieferten kein anderes Resultat auf. Ich gebe aus den Versuchen nur zwei Beispiele:

Tabelle 61. Belichtet mit 4 × 64 M.K.

44	12	48	11	52	12	56	12	Licht! 0	13	4	12	8	11
13	11	17	12	21	10	25	10	30	12	34	11	38	11
42	11	46	12	50	11	54	11	59	11	1St.4	12	1.9	11
1.13	10	1.18	11	1.24	11	1.32	12	1.40					

Tabelle 62. Belichtet mit 4 × M.K.

35	13	40	13	44	13	48	13	52	14	56	13	Licht! 0	13
5	13	10	14	15	14	20	13	25	13	30	13	35	13
42	13	48	12	53	12	1St.0	13	1.5	13	1.10	13	1.15	13
1.20	12	1.26	12	1.32	11	1.38	12	1.44	12	1.49			

Obwohl das Wachstum im letzten Versuch eine langsame Verringerung aufweist, so ist dies nicht einer Reaktion aber nur inneren Ursachen zuzuschreiben, denn in anderen Fällen fand ich eine geringe Ansteigung oder ein volkommen konstantes Wachstum. Noch stärkere Intensitäten, d.h. 500 M.K., haben ebensowenig eine Reaktion hervorrufen können; z.B.:

Tabelle 63. Belichtet mit 4 × 500 M.K.

47	12	51	13	55	12	59	Licht!	13	3	13	7	13	
11	13	18	13	22	14	27	14	31	13	36	14	41	13
46	12	51	14	56	13	1St.1	13	1.6	13	1.11	13	1.17	13
1.22	13	1.27	14	1.33									

Belichtungen mit 4000 M.K. habe ich nicht versucht, weil es bei einer eventuellen winzigen Reaktion in dieser Intensität nicht zu entscheiden wäre, ob dies nicht der geringen Temperaturschwankung zugeschrieben werden müsste, welche bei dieser Intensität nicht völlig auszuschliessen war.

Wenn also die Wurzeln von Avena sativa plötzlich mit einer Intensität von 4 × 500 *M.K. bestrahlt werden, so wachsen sie ruhig weiter wie wenn sie im Dunkel geblieben waren.* Wir haben hier mit einer hochgradigen oder sogar vollkommenen Unempfindlichkeit für Licht zu tun.

Vorsichtigkeitshalber wollen wir nicht die Möglichkeit für ausgeschlossen halten, dass durch eine sehr intensive Belichtung von 24 Stunden oder länger schliesslich die Länge der Wurzeln (z.B. durch Verkürzung der Wachstumsperiode, s. § 30) einigermassen beeinflusst würde. Die typische Lichtwachstumsreaktion fehlt hier aber völlig. Diese Unempfindlichkeit kann uns hier um so mehr wundern, wo das Koleoptil gerade so lichtempfindlich ist.

Daher wurden auch hier wie bei *Lepidium* einige Versuche angestellt, wobei das Koleoptil belichtet war und das Wachstum der verdunkelten Wurzel gemessen wurde. Das hat aber nur als Resultat ergeben, dass von irgend einem Einfluss dieser Belichtung an der Wurzel nichts zu bemerken war.

§ 24. DIE WURZELN VON RAPHANUS SATIVUS IN 8 UND 500 M.K.

Da nun aber nach Vouk und Linsbauer die Wurzeln von *Raphanus sativus* in 8 M.K. zum Teil positive und in 500 M.K. negative Krümmungen ausführen sollten, so wurde mit Absicht auch *Raphanus sativus* als Versuchspflanze herangezogen. Denn nach ihren Angaben konnte ich hier wahrscheinlich eine Lichtwachstumsreaktion beobachten.

Die Kultur und Versuchsaufstellung waren wieder vollkommen dieselben und lieferten keinerlei Schwierigkeiten auf. (Fig. 8 und 9.) Ich lasse hier ohne weiteres einige Versuche folgen:

Tabelle 64. Belichtet mit 4 × 8 M.K.

39	15	43	15	47	14	51	16	55	13	Licht!		0	16
5	13	10	15	15	16	20	15	25	15	30	15	35	15
40	15	45	15	50	16	55	16	1St.0	15	1.5	16	1.10	16
1.15	16	1.20	16	1.25	16	2St.40	15	2.45	15	2.50	16	2.55	15
3St.	16	3.7	15	3.14	16	3.19	15	3.24	13	3.29	16	3.34	15
3.39	15	3.44	15	3.49	16	3.54	15	4St.0					

Tabelle 65. Belichtet mit 4 × 8 M.K.

47	17	51	18	55	16	Licht!		0	16	4	17	8	16
12	17	16	18	20	17	24	17	28	18	32	17	36	18
40	17	44	18	48	18	52	18	56	18	1St.	18	1.5	17
1.10	17	1.17	17	1.22	18	1.27	17	1.32	17	1.37	17	1.42	18
1.47	17	1.52	17	1.57	17	2St.3	17	2.8	17	2.13	17	2.18	17
2.23	17	2.28	17	2.33	16	2.38	18	2.43	17	2.48	17	2.53	18
3St.3	17	3.13	18	3.23	17	3.33							

Tabelle 66. Belichtet mit 4 × 8 M.K.

44	18	48	16	52	17	56	17	Licht!		0	17	5	17
10	17	16	17	22	17	28	17	37	16	42	17	48	16
54	17	1St.0	17	1.7	17	1.15	18	1.21	17	1.27	17	1.34	17
1.40	18	1.48	17	1.55	17	2St.4	16	2.9	18	2.16	17	2.24	17
2.34	17	2.42	17	2.49	16	2.59	18	3St.6					

Nicht die geringste Andeutung einer Wachstumsreaktion lässt sich hier aufweisen. Der Zuwachs ist bei den *Raphanus*-Wurzeln äusserst regelmässig und lässt dadurch um so deutlicher das vollkommene Fehlen einer Lichtreaktion erkennen.

Tabelle 67. Belichtet mit 4 × 500 M.K.

40	17	44	16	48	18	52	17	56	17	Licht! 0	17	6	17	
11	18	16	17	21	17	26	17	31	17	36	18	41	18	
46	17	51	17	56	18	1St.1	18	1.6	17	1.11	18	1.16	16	
1.21	18	1.31	18	1.36	18	1.42	17	1.47	18	1.52	17	1.57	18	
3St.6	18	3.11	18	3.16	17	3.21	17	3.27	17	3.32				

Tabelle 68. Belichtet mit 4 × 500 M.K.

44	15	48	14	52	14	56	14	Licht! 0	14	4	15	8	14	
13	15	18	15	24	14	29	15	34	15	39	16	45	16	
50	16	55	15	1St.0	15	1.5	16	1.12	15	1.17	16	1.29	15	
1.34	16	1.40	16	1.48	15	1.55	15	2St.0	17	2.6	17	2.11	16	
2.16	16	2.21	15	2.26	16	3St.28	16	3.38	15	3.45	16	3.53	15	
4.St.0.														

Tabelle 69. Belichtet mit 4 × 500 M.K.

30	16	34	17	38	18	43	18	47	18	52	17	56	17	
Licht!		0	17	3	18	7	17	10	17	13	18	17	17	
21	17	25	17	29	16	34	16	43	16	48	16	53	16	
1St.1	16	1.6	16	1.11	16	1.16	16	1.22	17	1.28	17	1.33	16	
1.38	16	1.46	16	1.56.										

Auch in dieser Intensität von 500 M.K. bleibt jede Reaktion aus. Steigt das Wachstum in Tab. 68 ein wenig an, in Tab. 69 sinkt der Zuwachs etwas. Auch wo die Belichtung $3^1/_2$ und 4 Stunden fortgesetzt wird, findet man kein Spur einer Reaktion.

Das Wachstum der Wurzeln von Raphanus sativus ist so unempfindlich für Licht, dass die Wurzel sogar bei einer Bestrahlung mit 4 × 500 *M.K. während 4 Stunden keine Lichtwachstumsreaktion aufweist und weiter wächst wie wenn sie im Dunkel geblieben war.*

§ 25. DIE WURZELN VON LEPIDIUM, AVENA UND RAPHANUS BEI EINSEITIGER DAUERBELICHTING.

Als ich nun gefunden hatte, dass die *Lepidium*-Wurzeln eine ausserordentlich geringe und diejenigen von *Avena* und *Raphanus* gar keine Lichtwachstumsreaktion aufweisen trotzdem sie üppig gedeihen, so war ich begierig zu erfahren, wie diese Wurzeln sich verhalten würden, wenn sie, unter denselben Umständen gezogen, jetzt einseitig belichtet wurden. Besonders das nicht-Reagieren der *Raphanus*-Wurzeln, welchen Vouk und Linsbauer je nach der Intensität einen negativen oder positiven Phototropismus zugeschrieben haben, und welche darum etwas Anderes erwarten liessen, wunderte mich.

Die Wurzeln wurden nun in sehr verschiedener Weise belichtet. Auch die Kultur wurde noch etwas variiert, indem nicht nur einzelne Wurzeln in feuchten Kammern gezogen wurden. Meistens wurden mehrere Wurzeln zusammen zwischen Glas kultiviert (Fig. 9). Nachdem sie auf Löschpapier gekeimt waren, wurden die Wurzeln mit feuchten Watten zwischen zwei Gläser befestigt, wobei die Glaswände, durch zwei- oder vierfaches dickes Fliesspapier von einander gehalten, eine feuchte Kammer bildeten, welche von oben frische Luft empfängt und unten in Wasser taucht oder durch feuchtes Papier oder Watten ganz oder zum Teil verschlossen ist. Es wurde also genügend für frische Luft gesorgt, und die Wurzeln gediehen vorzüglich (s. unten bei *Raphanus*). Das Resultat war inzwischen bei den von feuchtem Fliesspapier ringsum verschlossenen und bei den für Luft zugänglichen feuchten Kammern vollkommen dasselbe. Auch wurden die Wurzeln zum Teil in aufrecht stehenden geräumigen Petrischalen gezogen, wobei sie dann auf Löschpapier wachsend belichtet wurden. Da auch diese Methode ein ähnliches Resultat auflieferte, wie bei den auf Glas wachsenden Wurzeln, so wird die Kulturmethode in den einzelnen Versuchen nicht weiter erwähnt.

Versuche mit Lepidium sativum.

I. Es wurden 26 Wurzeln mit 8 M.K. einseitig belichtet und während 12 Stunden beobachtet. Krümmungen

wurden nicht bemerkt. Nach Ablauf der 12 Stunden waren alle Wurzeln gerade; wohl standen wenige etwas positiv und wenige etwas negativ aus der Senkrechte, ohne aber irgend eine Krümmung zu zeigen.

II. 16 Wurzeln in 16 M.K. einseitig belichtet, wurden während $4^1/_2$ Stunde beobachtet.
Nach 2 Stunden 12 recht, 3 positiv, 1 negativ gekrümmt.
Nach 4 Stunden 15 recht, 1 positiv.

III. 4 Wurzeln in 64 M.K., zeigten nach 1, $1^1/_2$, $2^1/_2$, $3^1/_2$, 5 und 7 Stunden keine einzige Krümmung.

IV. 22 Wurzeln in 64 M.K., zeigten nach $1^1/_4$, $3^1/_4$, $4^3/_4$, $6^1/_2$ und $7^3/_4$ St. keine einzige Krümmung.

V. 27 Wurzeln 500 M.K. einseitig belichtet.
Nach 1 St. 27 recht; nach $1^1/_2$ St. 27 recht.
„ $3^1/_2$ St. 25 recht, 1 —, 1 +.
„ 5 St. 27 recht.
„ $6^1/_2$ St. 22 recht, 2 —, 3 +.
„ $8^1/_2$ St. 17 recht, 4 —, 6 +.
„ $10^1/_2$ St. 16 recht, 5 —, 6 +.
Die — und + Wurzeln zeigen aber keine echte Krümmungen; sie sind nur allmählich in negative oder positive Richtung von der Senkrechte entfernt.

VI. 24 Wurzeln mit 500 M.K. einseitig belichtet. Im Laufe von 8 Stunden ergab sich folgendes Resultat:
Nach 1 St. 22 recht, 1 —, 1 +.
„ 2 St. 22 recht, 1 —, 1 +.
„ $4^1/_4$ St. 20 recht, 1 — (schwach), 3 + (schwach).
„ $6^1/_4$ St. 25 recht, 1 + (schwach).
„ $8^1/_4$ St. 25 recht, 1 — (schwach).

VII. 9 Wurzeln in 1200 M.K. einseitig belichtet.
Nach 1 St. 8 recht, 1 +.
„ 2 St. 7 recht, 1 +, 1 — (schwach).
„ 4 St. 8 recht, 1 + (schwach).

VIII. 12 Wurzeln in 4000 M.K.
Nach 1 St. 10 recht, 2 — (schwach).
„ 2 St. 10 recht, 2 — (schwach).
In den folgenden 6 Stunden keine weiteren Krümmungen.

Es sei schliesslich noch erwähnt, dass diese Versuche teils in Haarlem, teils ein Jahr später mit frischen Samen in Wageningen ausgeführt wurden. *Die Wurzeln von Lepidium zeigen also unter diesen Kulturbedingungen kein merklichen Phototropismus. Dass sie unter den nähmlichen Bedingungen bei gleichseitigem Licht keine oder nur eine sehr schwache Lichtwachstumsreaktion aufweisen, steht hiermit in völligem Einklang.*

Versuche mit Avena sativa.

Diese Wurzeln wurden in derselben Weise kultiviert wie jene von *Lepidium*. Da die 1e, 2e und 3e Wurzel, welche vielfach bei den einseitigen Belichtungen allen in Betracht gezogen wurden, besonders in einer etwas geräumigen feuchten Kammer in verschiedenen Winkeln von der Vertikale abwärts wachsen, habe ich jedesmal am Anfang der Belichtung von den für den Versuch geeigneten Wurzeln durch eine Skizze die Richtung aufgezeichnet, und weiter beobachtet, in wie weit ein Krümmungsbestreben in positive oder negative Richtung stattfand.

I. 7 Ex. in 8 M.K. einseitig belichtet.
Nach 1 St. 7 recht.
„ 2 St. 6 recht, 1 +.
„ 3 St. 6 recht, 1 +.
„ 4 St. 4 recht, 2 +, 1 —.

II. 7 Ex. in 64 M.K. einseitig belichtet.
Nach 1 St. 7 recht
„ 1½ St. 7 „
„ 2½ St. 7 „
„ 3½ St. 7 „
„ 5 St. 5 recht, 1 +, 1 — (schwach).
„ 7 St. 6 „ 1 +.

III. 25 Ex. in 64 M.K. einseitig belichtet.
Nach 1, 2, 3, 4, 6 und 8 Stunden keine Krümmungen beobachtet.

IV. 45 Ex. in 64 M.K. einseitig belichtet. Von diesen 45 ex. waren am Anfang 7 etwas —, 4 etwas + gekrümmt. Es konnte nach 1, $2^1/_4$, $4^1/_4$, $5^3/_4$, $7^1/_2$ und $8^3/_4$ St. keine Einwirkung der einseitigen Belichtung beobachtet werden. Nach fast 9 Stunden waren 39 recht, 4 ein wenig in neg., 2 ein wenig in pos. Richtung abgelenkt.

V. 46 Wurzeln in 500 M.K. einseitig belichtet. Sie wurden während 6 Stunden beobachtet.
Nach 3 St. 43 recht, 3 —.
„ 6 St. 41 „ 4 —, 1 +.

VI. 12 Wurzeln in 4000 M.K. einseitig belichtet.
Nach 1 St. 12 recht.
Nach 2 St. 10 recht, 1 schwach —, 1 +.
Der Versuch wurde einige Stunden fortgesetzt, ohne dass weitere Krümmungen auftraten.

Also schliessen wir:
Die Wurzeln von Avena sativa, bei welchen das Wachstum in gleichseitigem Licht keine Reaktion aufweist, zeigen, während vielen Stunden einseitigem Licht ausgesetzt, auch kein Phototropismus.

Versuche mit Raphanus sativus.

Die Wurzeln konnten wieder in der oben beschriebenen Weise gezogen werden. Das gelingt besonders mit *Raphanus*-Wurzeln sehr gut. Die Abbildung einer derartigen Kultur findet man in Fig. 9. Die weissen Papier-spitzen, welche dem Glas aufgeklebt wurden, zeigen die Stelle, wo die Wurzelspitze 8 Stunden vor der Aufnahme am Anfang der Belichtung sich befand. Man sieht also, dass die Wurzeln recht gut wachsen. In anderen Fällen wuchsen die Wurzeln in Petrischalen auf Löschpapier.

Auch hier wurden die Versuche teils in Haarlem, teils ein Jahr später mit neuer Saat in Wageningen angestellt.

I. 8 Wurzeln in 8 M.K. einseitig belichtet.
Während 9 Stunden fortgesetzt, konnte nach 6 St. nur *eine* negative Krümmung beobachtet werden. Sonst blieben alle Wurzeln gerade. Auch war diese einzige Krümmung wieder bald ausgeglichen.

II. 4 Wurzeln in 8 M.K. einseitig belichtet.
Während vielen Stunden keine Krümmungen.

III. 7 Wurzeln in 8 M.K.
Nach 1, $1^1/_2$, $2^1/_2$, $3^1/_2$ St. allen gerade.
„ 5 St. 5 recht, 1 schwach +, 1 schwach −.
„ 7 St. 5 recht, 1 schwach +, 1 −.

IV. 22 Wurzeln in 8 M.K.
Nach 1, 2, 3, 4, 6, 8 und 9 St. keine Krümmungen.

V. 12 Wurzeln in 8 M.K.
Während 7 Stunden beobachtet, blieben allen gerade.

VI. 12 Wurzeln in 64 M.K.
Nach 1, $2^1/_4$, $4^1/_4$, $5^3/_4$, $7^1/_2$, $8^3/_4$ St. allen gerade.

VII. 12 Wurzeln in 500 M.K.
Während 6 St. keine Krümmungen.

VIII. 10 Wurzeln in 500 M.K.
Nach 1, 2, 3, 4, 6 Stunden allen gerade.

IX. 13 Wurzeln in 500 M.K.
Keine Krümmungen; nach 6 St. 11 recht, 1 schwach +, 1 schwach −.
Der Zuwachs in diesen 6 Stunden war:
$4^1/_2$, $7^1/_2$, $6^1/_2$, $8^1/_2$, $3^1/_2$, 7, $8^1/_2$, $6^1/_2$, 6, 7, 5, 8 und 6 m.M.

X. Da Vouk und Linsbauer sehr junge Wurzeln ($\pm$ $1^1/_2$—2 c.M.) für ihre Versuche verwendeten, habe ich schliesslich noch 23 Wurzeln von $1^1/_2$—$2^1/_2$ c.M. Länge mit 500 M.K. einseitig belichtet.

Während 7 Stunden beobachtet, fand ich:
Nach 4 St. 20 recht, 2 +, 1 —.
„ 6 St. 21 recht, 1 +, 1 —.
„ 7 St. 21 recht, 1 +, 1 —.

Also zeigen die Wurzeln von *Raphanus sativus* in feuchter Luft, trotz kräftiges Wachstums kein Phototropismus. *Sie wachsen weiter, wie wenn sie im Dunkel standen.* Da es mir auf keine Weise gelang die *Raphanus*-Wurzeln zu phototropischen Krümmungen zu veranlassen, so haben auch diese negativen Ergebnisse auf Neuem die Richtigkeit bewiesen, *dass der Phototropismus nur eine sekundäre Erscheinung, nur die Folge einer ungleichseitigen Lichtwachstumsreaktion ist. Beim Wachstum der Raphanus-Wurzeln fehlt die Lichtwachstumsreaktion völlig, es ist also unmöglich, dass zu Folge einer ungleichseitigen Belichtung ein ungleicher Zuwachs, also eine Krümmung, auftritt.*

Die Befunde Vouks und Linsbauers kann ich also in keiner Weise bestätigen. Sie fanden bei Kultur im feuchten Raume z.B. bei 8,8 M.K. 75 % pos. gekrümmt und 25 % recht (nur 12 Individuen), in 500—800 M.K. 80 % neg. gekrümmt und 20 % recht (20 Wurzeln). Wie der erhebliche Unterschied unsrer Ergebnissen zu erklären ist, kann ich nicht sagen. Ich möchte nur bemerken, dass die stärkste Lampe, welche sie verwendeten 32 M.K. war, dass also für die Intensität 500—800 M.K. die Lampe nur 20—25 c.M. von den Wurzeln entfernt war. Bei 5000 M.K. welche Intensität sie auch geprüft haben, und worin 100 % negativ krümmte, war die Entfernung von der Lampe also nur 8 c.M.! Das sind, auch wenn man Spiegelglas einschaltet, keine Umstände wobei man thermostatisch mit hohen Intensitäten arbeiten kann. Es scheint mir das Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnisse bei diesen Ergebnissen eine Rolle gespielt haben können, aber ich darf das nicht entscheiden.

Und ich will — ohne weiteren Kritik auf jene Arbeit — nur konstatieren, *dass in allen meinen Versuchen bei einer äusserst konstanten Temperatur das Wachstum der Raphanus-Wurzeln zu keiner Reaktion durch Licht von 8 und 500 M.K. veranlasst wird, und zweitens dass die Wurzeln in einseitiger Bestrahlung mit 8, 16, 64, 500 und 4000 M.K. keine phototropischen Krümmungen zeigen.*

Wird man doch vielleicht einmal phototropische Krümmungen an *Raphanus*-Wurzeln entdecken, so wird man bei genauer Messung unter den nähmlichen Verhältnissen und an derselben Varietät auch die Lichtwachstumsreaktion auffinden.

Ich habe in meinen Versuchen das Fehlen der Wachstumsreaktion so wie der Krümmungen feststellen müssen. Und das stimmt.

So haben wir bij diesen Wurzeln von *Lepidium, Avena* und *Raphanus* im Vergleich mit *Phycomyces* und *Helianthus*-Hypokotylen wieder ganz andere Typen kennen gelernt. Eine ausserordentlich geringe Emptindlichkeit bei *Lepidium,* eine anscheinend vollkommene Unempfindlichkeit für Licht bei *Avena* und *Raphanus* und schliesslich das Fehlen phototropischer Krümmungen trotz kräftiges Wachstums. Es sei noch erwähnt, dass mehrmals nach stundenlangem Ausbleiben der phototropischen Krümmungen durch Horizontalstellung bewiesen wurde, dass die Kultur-Bedingung in keiner Weise der (geotropischen) Krümmungsbewegung hinderlich war.

VERSUCHE MIT DEN WURZELN VON SINAPIS ALBA.

Die vorhergehenden Untersuchungen, wie viel Zeit sie auch gekostet hatten, konnten mich nicht zufrieden stellen. Es zeigte sich gewiss, dass vielen Wurzeln der Phototropismus völlig abgeht, dass der übliche Ausdruck „Die Stengel kehren sich dem Licht zu, die Wurzeln wenden sich vom Licht ab", für Wurzeln sich nicht verallgemeinern lässt, ja sogar Ausnahme zu sein scheint. Da man an den Gegensatz zwischen Stengeln und Wurzeln gewöhnt ist, gebraucht man diesen Antagonismus gern als Beispiel, besonders weil die Zweckmässigkeit ihm plausibel macht und weil wir bei den Keimlingen immer wieder die Wurzeln sich der dunklen Erde zuwenden sehen, wobei nicht immer genügend daran gedacht wird, dass der Geotropismus hierbei die grosse Rolle spielt, und dass, wie wir gesehen haben, das Licht z.B. bei *Raphanus, Avena,* und *Lepidium* ganz ohne Wirkung bleiben kann.

Obwohl gerade in den drei untersuchten Objekten die Wurzeln kein Phototropismus zeigten, so gab es doch Wurzeln derer negativen Phototropismus ich durch die häufigen Literaturangaben doch nicht anzweifeln konnte. Und nach den gemachten Erfahrungen, dürfte ich diese Wurzel-Versuche nicht abschliessen, bevor ich auch einen solchen Typus auf Licht und Wachstum geprüft hatte. Aus den Wurzeln, derer Phototropismus behauptet ist, wird diejenige von *Sinapis alba* am meisten als Beispiel gewählt.

Mit Absicht habe ich angefangen die Keimlinge von *Sinapis alba* in gleicher Weise zu kultivieren wie diejenigen von *Lepidium, Avena* und *Raphanus,* um festzustellen ob diese Wurzeln unter den nähmlichen Bedingungen ihre Krümmungen wohl ausführen in einseitigem Licht. Als sich nun herausstellte, dass dies wirklich der Fall war (s. näher § 28), so habe ich die *Sinapis alba* als Versuchspflanze gewählt. Ausserdem war mir das, nach den vielen negativen Ergebnissen mit den drei ersten Versuchspflanzen, nochmals eine Beruhigung, dass meine Kulturbedingungen in guter Ordnung waren.

---

§ 26. DIE WURZELN VON SINAPIS ALBA. IHRE WACHSTUMSGESCHWINDIGKEIT UND DIE GENAUE BESTIMMUNG DER WACHSTUMSVERTEILUNG.

Diese Wurzeln liessen sich wieder recht gut ziehen in der früher beschriebenen Weise. Sie haben den grossen Vorteil, dass sie sehr schnell keimen, sodass die Samen am ersten Tag auf feuchten Löschpapier weichen, die gekeimten nach 15 Stunden vertikal gestellt und in Reihen gelegt werden mit der Wurzelspitze nach unten, und — bei 22° C. kultiviert — schon am dritten Tag für die Wachstumsversuche verwendet werden können. Da ich über das Wachstum dieser Wurzeln noch etwas genauer orientirt sein wollte als bei den früheren Versuchen, so kann ich hier einige genaueren Bestimmungen über den Wachstumsverlauf und die Wachstumsverteilung vorangehen lassen.

Alle Versuche sind bei 22° C. angestellt. Die in diesem Paragraphen erwähnten groberen Messungen geschahen alle

an Keimlingen, welche in grossen Petrischalen auf feuchtem Löschpapier wuchsen.

Es wurden für diese und alle folgenden Versuche nicht die langsam gekeimten Wurzeln verwendet. Die gefundenen Zahlen geben also nicht das Bild der mittleren Verhältnissen bei *Sinapis*, sondern der schnell keimenden Samen, so wie ich sie für alle weiteren Versuche verwendete.

Die Keimung geht sehr rasch vor sich. Bei einem Versuch mit 66 Samen, waren z.B. nach 15 Stunden schon 51 Wurzeln durch die Samenhülse gebrochen.

Nach 24 Stunden, also 9 Stunden später, wurden die 20 längsten Wurzeln gemessen und weiter um 10 Uhr A.M. und 7 U. P.M. die Länge bestimmt. Die gefundenen Zahlen giebt die folgende Tabelle, wobei in der ersten Zeile die Wurzeln nach ihrer Länge ansteigend geordnet sind.

Tab. 70. Zuwachs der 20 schnellst gekeimten Wurzeln von *Sinapis alba* im Dunkel.

No.	Länge nach 24 St. in m.M.	Zuwachs in 15 St.	Länge nach 39 St.	Zuwachs in 9 St.	Länge nach 48 St.	Zuwachs in 15 St.	Länge nach 63 St.	Zuwachs in 9 St.	Länge nach 72 St.	Zuwachs in 15 St.	Länge nach 87 St.	Zuwachs in 9 St.	Länge nach 96 St.
1	3¾	11¾	15½	9½	25	19	44	11	55	22*	77	6½	83½
2	4	19	23	13	36	27*	63	13½	76½	20½	97		
3	4	14½	18½	12½	31	29*	60	15	75	26	101	2	103
4	4	15½	19½	10½	30	21	51	15*	66	14	80	6	86
5	4	16½	20½	12	32½	22	54½	11½	66	25*	91	6	97
6	4	17½	21½	15	36½	27½	64	17½	81½	29½*	111	9	120
7	4½	14	18½	9½	28	20*	48	12*	60	20*	80	4½	84½
8	4½	17	21½	13	34½	25½	60	16	76	31*	107	7	114
9	4¾	19¼	24	11	35	26	61	13	74	28*	102		
10	5	19½	24½	13	37½	24½*	62	12½	74½	18	92½		
11	5	21	26	13½	40½	24½	65	12½	77½	26*	103½		
12	5	19½	24½	12½	37	26*	63	14	77	26*	103	6	109
13	5½	17½	23	13	36	24*	60	11	71	19	90		
14	5½	17	22½	10½	33	25*	58	9	67	19	86		
15	5½	16½	22	13	35	29*	64	12	76	19½	95½		
16	6	16½	22½	9	31½	23½	53	14½*	67½	7½	75		
17	6	18½	24½	14½	39	31*	70	17	87	28	115		
18	6	22	28	13	41	29*	70	13	83	21	104		
19	6½	17½	24	14½*	38½	22½	61	12½	73½	19	92½		
20	6½	16	22½	10½	33	19½*	52½	11	63½	18½	82	2	84
Mittl. Länge	5,1		22,3		34,5		59,2		72,4		94,3		(97,9)
Mittl. Zuw. pro Stunde		1,15		1,36		1,65		1,47		1,46		(0,61)	

Da die letzten 9 Stunden die Versuche nur mit 9 Wurzeln fortgesetzt wurden, sind diese Zahlen zwischen Klammern gestellt, wobei der mittlere Zuwachs nur nach dem Zuwachs der neun Exemplaren berechnet ist. Dieser Zahl ist also keine grosse Genauigkeit beizumessen, auch darum, weil die Wachstumsverhältnisse in den Schalen, wenn die Wurzeln so lang geworden sind, ungünstiger werden. Doch tritt eine sehr starke Wachstumsverringerung natürlich ohne Zweifel auf.

Wir können an dieser Tab. 70 das Folgende aufmerken.

Die Anfangslänge (nach 24 St.) hat keinen merklichen Einfluss auf die Endlänge. Wenn wir die 8 kleinsten mit einer mittleren Länge von 4 m.M. mit den 8 längsten, welche im Mittel 6 m.M. gross sind, in Vergleich bringen, so sehen wir dass die ersten nach 87 St. im Mittel 93 m.M., die letzten $92^1/_2$ m.M. lang sind. Die 4 mittleren von etwa 5 m.M. Anfangslänge werden wohl etwas länger, aber das ist wahrscheinlich rein Zufall.

Wenn wir mit * den Zeitraum mit dem stärksten Zuwachs markieren, so sehen wir, dass bei den Wurzeln mit kleinerer Anfangslänge der stärkste Zuwachs im Durchschnitt später liegt als bei jenen mit grösserer Anfangslänge. Und das ist auch nach dem Vorstehende sehr natürlich.

Wir bemerken dass in den meisten Fällen der maximale Zuwachs schon in der ersten Hälfte oder in der Mitte des dritten Tages liegt, in vielen Fällen aber bis in die erste Hälfte des vierten Tages verschoben ist. Wir sehen aber auch, dass bisweilen während diesen 24 Stunden, also vom dritten bis in den vierten Tag, das Wachstum sich wenig ändert. Dass aber in den 9 Stunden zwischen 63 und 72 St. nur in drei Versuchen das Maximum liegt, ist gewiss wohl nicht natürlich, aber daran zuzuschreiben, dass die Temperaturerniedrigung während den Messungen, auf die kürzere Periode von 9 St. einen grösseren Einfluss hat als auf die längere von 15 St. Für genaue Messungen hatten die Perioden gleich lang sein müssen. Wir können aber darum gewiss wohl annehmen, dass der Zuwachs 1,47 zu niedrig ist und dass das Fallen von 1,65 auf 1,46 in 24 Stunden, ohne auf 1,47 zu achten, uns ein genaueres Bild des natürlichen mittleren Wachstumsrückgang giebt.

Fragen wir nun aber was wir aus diesen mittleren Werten für unsere weiteren Versuche, wofür sie tatsächlich angestellt

wurden, ableiten können, so ist das nicht Vieles. Wir können höchstens sagen, dass, wenn wir Wurzeln wählen, welche nach 24 St. ± 40 m.M. lang sind, die Möglichkeit ziemlich gross ist, dass der Zuwachs bis in den vierten Tag steigt und darauf schnell sinkt, und dass bei Wurzeln von ± 6 m.M. (nach 24 St.) der Zuwachs in der ersten Hälfte des dritten Tages wahrscheinlich kulminiert. Da wir aber die Versuchswurzel besser später wählen, haben wir daran nicht Vieles. Wir können ebenso wenig aus der Länge entscheiden, ob der Wurzel den Höhepunkt des Zuwachses schon passiert ist. Denn, wie die Tabelle zeigt, ist das sehr verschieden bei den einzelnen Wurzeln.

Da also nach dieser Tabelle die Zahlen nur sagen, dass bei den längeren und älteren Wurzeln meistens ein schneller Wachstumsrückgang auftritt, so wurden die Wurzeln am dritten Tage bei einer Länge von 35—55 m.M. verwendet. Wir haben dann ein kräftiges Wachstum. Um zu prüfen, ob das Wachstum auf das Licht reagiert, müssen wir, gleich wie bei *Lepidium,* darauf achten, dass der Zuwachs aus inneren Ursachen im Laufe der Stunden wohl langsam sinken oder ansteigen kann. Eine wirkliche Reaktion muss doch immer durch eine mehr oder weniger starke Biegung der Wachstumslinie sich erkennen lassen.

Da die Versuchswurzeln unter etwas anderen Verhältnissen wuchsen als diese in Petrischalen gezogenen, so möchte ich noch erwähnen, dass der mittlere Zuwachs aus zwanzig Versuchspflanzen 1,4 m.M. pro Stunde war, also ein wenig geringer als nach der Tabelle am dritten Tag bei Wurzeln dieser Länge (± 1,6 m.M.) in Petrischalen der Fall war.

Es wurden jetzt Versuche angestellt *um die Länge der wachsenden Zone und die Verteilung des Wachstums* zu bestimmen.

Bei den Versuchen der Tab. 71, wurden die Marken um 10 Uhr A. M. auf die Wurzeln angebracht, und die Länge der Zonen mit einer Loupe bei 10-facher Vergrösserung gemessen. Um 7 Uhr P. M., also 9 Stunden später wurde der Zuwachs der Zonen bestimmt. Jede Wurzel ist mit *A, B* u.s.w. angedeutet, die Anfangslänge wird darunter aufgegeben, die erste Zeile giebt die Länge der Zonen (von der Spitze an) um 10 U., die zweite um 7 U.

Tabelle 71. Die Zahlen geben die Länge der Zonen in $^1/_{10}$ m.M. am Anfang und nach 9 Stunden.

A.		B.		C.		D.		E.		F.		G.	
$24^1/_2$ m.M.		26 m.M.		$21^1/_2$ m.M.		24 m.M.		$22^1/_2$ m.M.		$20^1/_2$ m.M.		25 m.M.	
6	7	8	14	10	15	10	20	10	17	11	20	13	36
9	40	7	40	7	54	8	58	8	59	10	69	7	47
7	50	7	35	9	27	8	22	8	17	9	16	8	14
10	19	8	19	6	11	8	10	9	18	10	12	8	9
9	10	7	9	8	10	8	8	9	9	10	10	9	9
9	9	9	9	9	9	10	10	10	10	11	11	10	10
13	13	10	10							11	11		
		10	10										

Wenn wir bequemlichkeitshalber annehmen, dass durchschnittlich die Stelle *welche in den darauffolgenden neun Stunden das maximale Wachstum aufweist* in der Mitte der Zone mit dem stärksten Zuwachs liegt, und dass das Ende der wachsenden Zone in der Mitte der letzten Zone, welche noch einen geringen Zuwachs aufweist, geliegen ist, so finden wir:

Die Stelle des maximalen Zuwachses (im Mittel während neun Stunden) ist am Anfang des Versuchs resp. 1,8—1,2—1,4—1,4—1,4—1,6 und 1,6 m.M., im Mittel 1,5 m.M. von der Spitze entfernt.

Die Länge der Wachstumszone ist resp. 3,6—3,4—3,6—3,0—3,1—3,5 und 3,2 m.M., im Mittel 3,3 m.M. lang.

Von der gefundenen Stelle, welche 1,5 m.M. von der Spitze entfernt ist, können wir nur sagen, dass sie in den neun daranfolgenden Stunden einen maximalen Zuwachs aufweist, — sie entspricht aber nicht der Stelle der maximalen Wachstumsgeschwindigkeit. Wir wissen nur, dass sie in diesen neun Stunden einen grösseren Teil ihrer Wachstumsperiode durchläuft als jede andere Stelle. Aber es ist wahrscheinlich, dass die Stelle, welche am geschwindigsten wächst, d.h. also die Stelle, welche „am Gipfel" ihrer Wachstumsperiode ist, etwas weiter von der Spitze entfernt ist.

Obwohl im Vergleich mit den aus der Literatur bekannten Messungen der Wachstumsverteilung an Wurzeln eine Periode von neun Stunden schon kurz ist, so ist auch

diese noch viel zu lang, denn wir können hieraus die Stelle des maximalen Wachstums nicht genau bestimmen. Man sieht doch, dass die stärkst wachsende Zone in neun Stunden sich ungefähr auf das 7-fache vergrössert! Eine Zone von 0,7 m.M. ist nach neun Stunden 4,5—5,0 m.M. lang geworden, während die wachsende Zone überhaupt nur 3,0—3,6 lang ist. Aus den Tabellen ist weiter zu ersehen, dass die Stelle des maximalen Wachstums innerhalb neun Stunden grössenteils — und meistens sogar ganz — ausgewachsen sein muss.

Wollen wir also diese Stelle genauer bestimmen, so müssen wir den Zuwachs innerhalb einer viel kürzeren Periode messen. Mit diesen schnell wachsenden Wurzeln ist das noch ziemlich gut auszuführen und ich gebe in den folgenden Tabellen den Zuwachs innerhalb drei Stunden bei Wurzeln verschiedener Länge.

Tabelle 72. Länge der Zonen in $^1/_{10}$ m.M. am Anfang und nach 3 Stunden.

A.		B.		C.		D.	
$16^1/_2$ m.M.		18 m.M.		$15^1/_2$ m.M.		$15^1/_2$ m.M.	
6	6	$7^1/_2$	$7^1/_2$	$6^1/_2$	$6^1/_2$	5	5
5	$5^1/_2$	$5^1/_2$	$5^1/_2$	5	$5^1/_2$	$7^1/_2$	9
$5^1/_2$	$6^1/_2$	6	$7^1/_2$	5	9	5	12
5	9	8	11	$5^1/_2$	$12^1/_2$	5	15
$5^1/_2$	12	6	8	7	10	7	14
6	9	6	7	$6^1/_2$	7	5	7
6	7	6	6	9	9	$5^1/_2$	$5^1/_2$
5	5						

Verfahren wir mit diesen Zahlen wie bei der Tab. 71, so wird die Stelle des maximalen Wachstums auf 2,4—2,3—1,9—2,0 im Mittel auf 2,1 m.M. von der Spitze entfernt gefunden. Das Wachstum ist auf einer Entfernung von 3,6—3,6—3,2—3,2, im Mittel 3,4 m.M. von der Spitze aufgehört. Bei diesen sehr jungen Wurzeln finden wir nun die am geschwindigst wachsende Zone bei einer Periode von drei statt neun Stunden auf 2,1 statt 1,5 m.M. von der Spitze. Das ist sogar ausserhalb jener Zone, derer Mitte wir in der Tab. 71 vorläufig bestimmten.

Die Länge der wachsenden Zone (3,4 m.M.) stimmt aber gut mit der oben gefundenen Zahl (3,3 m.M.).

Wir wählen jetzt Wurzeln, welche viel länger ausgewachsen sind.

Tabelle 73. Länge der Wurzeln 50—60 m.M.

A.		B.		C.		D.		E.	
7	7	5	5	6	6	7	7	6	6
5	7	8	9	7	8	8	9	5½	7½
7	13	7	11	6	8	6	12	5½	8½
9	20	7	16	8	14	8	15	6	10
7	12	6	11	6	13	6	10½	5	10
7	9	7	10	6	10½	7	9½	6	10½
5	6	5	7	6	9	6	6	6	7
6	6	7	8	6	7	8	8	9	9
9	9	6	6	7	7				

Die Stelle des maximalen Wachstums ist auf 2,3—2,4—3,0—2,1 (hier ist die Grenze der dritten und vierten Zone gewählt) —2,6, im Mittel 2,5 m.M. von der Spitze entfernt. Das Ende der Wachstumszone liegt 4,4—4,8—4,8—3,9—3,7, im Mittel 4,3 m.M. von der Spitze. Also die wachsende Zone hat sich bei dieser Länge — welche ungefähr am geschwindigsten wächst — auch merklich verlängert (3,4 auf 4,3 m.M.) und die Stelle des maximalen Wachstums ist auch ein wenig verschoben (2,1 auf 2,5 m.M.).

Wie steht es nun mit den älteren Wurzeln, welche schon ihren maximalen Zuwachs hinter sich haben?

Tabelle 74.

A. 77 m.M.		B. 84 m.M.		C. 75 m.M.		D. 70 m.M.		E. 78 m.M.		F. 75 m.M.	
6	6	7	7	5	5½	9½	10	8	9	7½	8½
5	8	4½	5	8	10	7½	10½	7	10	8	9
6½	13	7	12	8	14	8	11	8	15	6½	12
8½	16	7½	13	9	13	5	5½	8	10	10	13
7	7	7	10	9	10	6	6	7½	9	8½	10
9	9	6	6	6	6	7	7	8	8	8	8
		7	7	9	9	6	6	9	9	8	8

Wo der Zuwachs von zwei Zonen annähernd gleich ist, wird als Stelle des maximalen Wachstums die Grenze dieser zwei Zonen gewählt.

So finden wir die maximale Wachstumsgeschwindigkeit auf 1,8—1,8—1,7—1,7—1,9—1,9, also auf 1,8 m.M. von der Spitze entfernt; das Ende der wachsenden Zone auf 2,6—3,0—3,4—2,8—3,5—3,6, im Mittel auf 3,2 m.M. von der Spitze. Bei diesen älteren und schon langsamer wachsenden Wurzeln ist die wachsende Zone wieder stark verkürzt und dementsprechend die Stelle des maximalen Zuwachses der Spitze näher geliegen.

Fassen wir das Obige zusammen, so heben wir daraus das Folgende hervor:

Wenn man die Stelle der maximalen Wachstumsgeschwindigkeit an schnell wachsenden Wurzeln bestimmen will, so darf man nicht viele Stunden zwischen den beiden Messungen verlaufen lassen, wie dies in den meisten Untersuchungen über die Wachstumsverteilung geschehen ist. Die Zone mit dem stärksten Zuwachs entspricht dann nicht der Stelle der maximalen Wachstumsgeschwindigkeit, welche oft nicht einmal in dieser Zone geliegen ist. Man soll also eine sehr kurze Periode für die zwei Messungen wählen. Für genauere Bestimmungen ist Beobachtung mit einem Horizontalmikroskop bei schwacher Vergrösserung unbedingt nötig um die zwei Messungen kurze Zeit nach einander ausführen zu können.

Die Messungen an den Wurzeln von *Sinapis alba* ergeben die folgende Tabelle:

Länge der Wurzeln	Stelle des max. Wachstums	Ende der wachsenden Zone
15—18 m.M.	2,1 m.M.	3,4
50—60 m.M.	2,5 m.M.	4,3
70—85 m.M.	1,8 m.M.	3,2

Man sieht also, dass der Zunahme und Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit eine Verschiebung der Stelle des maximalen Wachstums und eine Verlängerung und Verkürzung der wachsenden Zone entspricht.

Die Längenzunahme der gesammten Zonen ist geringer

als aus der Tab. 70 zu erwarten war. Das Aufbringen der Marken und die Messung der Zonen geschah bei Zimmertemperatur, so dass diese Temperaturänderung (und vielleicht auch die angebrachten Marken) besonders bei einer so kurzen Periode von drei Stunden einen gewissen Einfluss auf das Wachstum ausüben. Auf die Lage der bestimmten Stellen wird das wohl keinen nennenswerten Einfluss gehat haben.

Die Wachstumsverteilung der Wurzeln ist hier besonders wegen des in § 28 behandelten Gegenstandes, etwas ausführlicher untersucht. Da es später noch erwünscht war über die Wachstumsverteilung der oberen 2 m.M. etwas genauer orientiert zu sein, so füge ich hier noch einige Bestimmungen hinzu. Um die feinere Wachstumsverteilung solcher kurzen Strecken festzustellen, bringe ich mit einem ausgezogenen Glasfaden sehr feine Amarylkörner auf das Objekt. Mit einem Fernrohr werden die Entfernungen der Körner bei 10—20-maliger Vergrösserung gemessen am Anfang und nach drei Stunden. Hierunter folgt das Resultat von drei Versuchen, welche aber bei Zimmertemperatur (16°), nicht bei 22° angestellt wurden, und also nicht direkt mit den oberen Versuchen vergleichbar sind.

I.

Zone in m.M.	Zuwachs während 3 Stunden in Proz. der Zonen-Länge.
0—0,7	0 %
0,7—1,0	17 %
1,0—1,55	27 %
1,55—1,9	86 %
1,9—2,3	125 %

II.

Zone.	Zuwachs.
0—0,5	0 %
0,5—0,8	5 %
0,8—1,25	7 %
1,25—1,6	41 %
1,6—1,9	70 %

III.

Zone.	Zuwachs.
0—0,5	5 %
0,5—0,8	42 %
0,8—1,2	41 %
1,2—1,65	56 %
1,65—1,9	60 %
1,9—2,2	117 %

Aus diesen Tabellen lässt sich schliessen, dass sogar bei 16° innerhalb drei Stunden auch der erste m.M. merklich verlängert ist. In § 28 wird noch näher auf diese Tabellen hingewiesen.

§ 27. DIE LICHT-WACHSTUMSREAKTION DER WURZELN VON SINAPIS ALBA IN 300.000 M.K.S.; IN 8, 64 UND 1500 M.K.

Kultur und Versuchsmethode sind schon genügend im Vorhergehenden beschrieben. Nur sei bemerkt, dass ich bei *Sinapis* meistens etwas grössere feuchte Kammer benutzt habe, indem anstatt Objektgläser Gläser von 9 × 12 c.M. gebraucht wurden. Vielfach wurden darin zwei Keimpflanzen gesetzt und die beste als Versuchspflanze gewählt.

Kurze Belichtungen bestimmter Lichtmenge gaben wieder ein so zweifelhaftes Resultat, dass ich hier nur drei Versuche mit 300.000 M.K.S. anführe um weiter zu Dauerbelichtungen überzugehen.

Tabelle 75. Belichtet mit 4 × 300.000 M.K.S.

35	23	40	23	45	21	50	23	55	21	Licht! 0	23	6	22	
12	22	15	21	18	22	21	22	24	22	27	23	33	22	
39	22	42	22	45	22	51	22	54	23	57	23	1St.3	22	
1.9	22	1.21	22	1.27	22	1.33								

Tabelle 76. Belichtet mit 4 × 300.000 M.K.S.

45	24	50	24	55	24	Licht! 0	23	5	23	8	23	11	22	
14	23	17	22	20	23	23	23	26	22	29	21	32	22	
35	21	38	21	41	23	44	24	47	23	50	24	53	22	
56	22	59	22	1St.2	23	1.5	23	1.8	24	1.11	22	1.14	22	
1.17	22	1.23	22	1.26	23	1.29	23	1.32	23	1.35	22	1.38	22	
1.44	22	1.52												

Tabelle 77. Belichtet mit 4 × 300.000 M.K.S.

43	16	48	17	53	17	59	Licht!		17	4	16	9	15	
14	15	19	16	24	16	29	17	35	17	40	16	45	16	
50	17	55	18	1St.	16	1.5	17	1.10	17	1.15	17	1.20	17	
1.25	17	1.35	17	1.41	17	1.46	16	1.51	18	1.57	17	2St.2		

In dem Versuch der Tab. 75 ist keine Reaktion zu beobachten. In Tab. 76, wo der Zuwachs ± 23½ μ pro Minut beträgt, kann man 26—41 Min. nach der Belichtung einen Zuwachs von ± 21½ μ bemerken, während das Wachstum

bald wieder ansteigt bis ± 23½ μ, um weiter anscheinend langsam etwas zu sinken (bis ± 22½ μ).

Im Versuch der Tab. 77 kann man zwischen ± 9 und 29 Min. eine Wachstumsverringerung von ± 17 auf 15½ μ annehmen. Diese Verringerung, welche ebenfalls 10 % beträgt, tritt dann aber in Vergleich mit späteren Erfahrungen ziemlich früh ein. Es ist wahrscheinlich, aber nicht vollkommen zweifellos, dass wir hier schon mit der Lichtwachstumsreaktion zu tun haben, — doch habe ich diesen Versuchen mit schwacher oder zweifelhafter Reaktion nicht viel Zeit geben wollen.

Es wurden also jetzt einige Versuche mit Dauerbelichtungen angestellt. In 8 M.K. wurden schon schwache Andeutungen der Reaktion beobachtet, doch habe ich diese etwas zweifelhaften Ergebnisse hier beiseite gelassen, weil sie noch keine Gewissheit brachten.

Tabelle 78. Belichtet mit 4 × 84 M.K.

39	25	44	25	48	25	52	25	56	25	Licht!	0	25	4	25
8	25	12	25	16	25	20	25	24	25	28		23	32	25
36	23	40	23	44	23	48	23	52	23	56		23	1St.1	23
1.21	23	1.25	21	1.33	21	1.41	22	1.45	22	1.49		23	1.57	23
2St.3														

Tabelle 79. Belichtet mit 4 × 64 M.K.

31	18	35	18	39	18	47	18	55	18	59	Licht!			18
2	18	8	19	16	18	24	14	31	15	39	16	47		16
55	17	1St.3	17	1.11	17	1.17	17	1.26	16	1.34	16	1.42		16
1.50	16	1.58	16	2St.6.										

Tabelle 80. Belichtet mit 4 × 64 M.K.

34	19	39	19	44	17	50	19	55	19	Licht!		0		19
5	17	10	16	15	16	20	17	25	18	30	18	35		16
40	19	45	19	50	17	55	17	1St.0	17	1.10	17	1.21		17
1.30	17	1.40	19	1.50	19	2St.	19	2.10	17	2.20	19	2.30		17
2.40	18	2.50	19	3St.										

Tabelle 81. Belichtet mit 4 × 64 M.K.

29	19	39	19	49	19	59	Licht!		20	9	19	19	19	
29	18	39	17	41	17	51	17	1St.1	17	1.11	17	1.21	17	
1.32	17	1.42	18	1.52	16	2St.2	17	2.12	17	2.27	16	2.42	17	
2.57	17	3St.12.												

Tabelle 82. Belichtet mit 4 × 64 M.K.

17	27	29	27	39	28	49	27	59	Licht!		28	29	23	
42	20	50	22	59	23	1St.9	21	1.19	23	1.29	23	1.51	25	
2St.1	23	2.12.												

In allen Versuchen tritt jetzt die Lichtwachstumsreaktion auf. Sie äussert sich in eine Wachstumsverringerung. Nur die Tab. 80 stimmt nicht so gut mit den anderen überein, indem die Verringerung nicht nur schwächer ist sondern auch früher (nach 10 Min.) eintritt. Sie erinnert an die Tab. 77, wo ebenfalls die schwache Reaktion schon nach 9 Min. anfängt.

Die Zeit des Minimums ist durch die seichte Biegung der Wachstumslinie nicht genau festzustellen. Wir können aber aus den Tabellen die folgenden Hauptpunkte hervorheben.

Tab. 83.

	Anfang nach.	Stärkste Verringerung.	Mittlere Verringerung nach 2 Stunden.	Wachstumsdefizit in 2 Stunden.
	28 Min.	—16 %	—8 %	—9,4 Wachstumsminuten
	24 „	—22 %	—12 %	—9,7 „
	(10 „)	—13 %	—3 %	—6,2 „
	29 „	—15 %	—10 %	—6,8 „
	29 „	—27 %	—12 %	—12 „
Im Mittel:	± 28 Min.	± —19 %	—9 %	—8,8 Wachstumsminuten

Bevor wir das Resultat noch etwas näher betrachten,

lassen wir noch drei Tabellen als Ergebnis von drei Belichtungen mit 1500 M.K. folgen.

Tabelle 84. Belichtet mit 4 × 1500 M.K.

32	12	38	12	43	12	48	11	53	12	58	Licht!		12
6	13	11	12	16	11	21	12	26	13	31	12	36	11
41	9	46	8	51	7	56	9	1St.1	8	1.6	8	1.11	8
1.21	8	1.31	8	1.41	8	1.51	8	2St.1					

Tabelle 85. Belichtet mit 4 × 1500 M.K.

35	32	40	33	45	33	50	32	Licht!	0	32	5	33	12	29
17	23	22	23	27	20	32	27	37		28	43	27	48	28
54	27	1St.	23	1.6	21	1.11	25	1.16		27	1.21	27	1.26	29
1.31	24	1.41	23	1.46	28	1.52	28	1.58		31	2St.3	31	2.12	29
2.29	30	2.36	29	2.46										

Tabelle 86. Belichtet mit 4 × 1500 M.K.

34	21	39	21	48	21	54	20	59	Licht!		21	5	20
10	16	15	18	20	16	26	15	31	15	37	15	41	17
48	17	52	17	57	17	1St.2	17	1.8	17	1.14	15	1.19	15
1.25	15	1.30	17	1.35	17	1.40	18	1.47	18	1.52	16	1.57	18
2St.2	17	2.7	16	2.13									

Die Wachstumsverringerung ist jetzt noch stärker als in 64 M.K. Während die Tab. 84, vielleicht durch die geringe Wachstumsgeschwindigkeit, einigermassen abweicht, zeigen die Tab. 85 und 86 aufs deutlichsten die typische Ueberbelichtungserscheinung, indem das Minimum durch eine vorübergehende Ansteigung in zwei Minima zerfallen ist. Diese zwei Minima treten nach Tab. 85 um 27—32 Min. und 1St.6—1St.11, nach Tab. 86 um 26—41 Min. und 1St.14—1St.30 auf, was also recht gut übereinstimmt. Wo nur ein Minimum gefunden wird (Tab. 84), liegt es gerade zwischen den zwei Minima der Tab. 85 und 86.

Fassen wir zum Vergleich mit der Belichtung in 64 M.K. die wichtigsten Punkte zusammen, so finden wir:

Tabelle 87.

Anfang nach	1es Minimum nach	in Proz.	2es Minimum nach	in Proz.	Mittlere Verringerung n. 2 Stunden.	Wachstumsdefizit nach 2 Stunden.
36 Min.	51-56 Min.:	—42 %			—34 %	—26 Wachstumsminuten.
12 „	27-32 Min.	—38 %	66-71 Min.	—35 %	—11 %	—22 „
10 „	26-41 Min.	—29 %	74-90 Min.	—29 %	—19 %	—23 „
Im Mittel:	±	—36 %			—21 %	—24 „

So sehen wir die Lichtwachstumsreaktion für die Wurzeln von *Sinapis alba* unzweifelhaft bewiesen. In 8 M.K. noch schwach und zweifelhaft, ist sie bei 64 M.K. schon recht deutlich, und wird in 1500 M.K. kräftig verstärkt, so dass die Geschwindigkeit ungefähr zweimal tiefer sinkt als in 64 M.K. und die gesammte Wachstumsverringerung innerhalb 2 Stunden 24 statt 8,8 Wachstumsminuten beträgt. (Für den Ausdruck „Wachstumsminuten" s. § 5 und 20). Zum Vergleich der Reaktion von *Sinapis*-Wurzeln in 64 und 1500 M.K. sei ausserdem nach der Fig. 10 verwiesen. Die Kurve für 64 M.K. wurde nach den Zahlen der Tab. 83, die für 1500 M.K. nach den mittleren Werten der Tab. 85 und 86 konstruiert.

Somit ist hier ebenfalls bewiesen, *dass die Wurzeln von Sinapis alba, welche phototropische Krümmungen ausführen, auch wirklich bei gleichseitiger Belichtung die Lichtwachstumsreaktion besitzen,* eine Tatsache, welche aber mich nicht wunderte, weil sonst Phototropismus ausgeschlossen war.

Die Stärke der Lichtwachstumsreaktion dieser *Sinapis*-Wurzeln noch mit derjenigen anderer Organen zu vergleichen, geht nicht leicht. Die Belichtung mit 300.000 M.K.S. gab kein merklich kräftigere Reaktion als die Belichtung von *Lepidium*-Wurzeln mit 130.000 M.K.S. Die Dauerbelichtung mit 64 M.K. bewirkt aber bei *Sinapis* eine viel stärkere Reaktion als bei *Lepidium,* und die Reaktion steigt in der höheren Intensität (1500 M.K.) stark an, bei *Lepidium* in 500 M.K. aber ist die Reaktion wieder zweifelhaft.

Die Verringerung ist bei den *Sinapis*-Wurzeln in 1500 M.K. ungefähr gleich stark wie bei *Helianthus*-Hypokotylen in 1 M.K., die Empfindlichkeit dürfen wir auf *mindestens 1000-Mal geringer schätzen als bei den Helianthus-Keimlingen.*

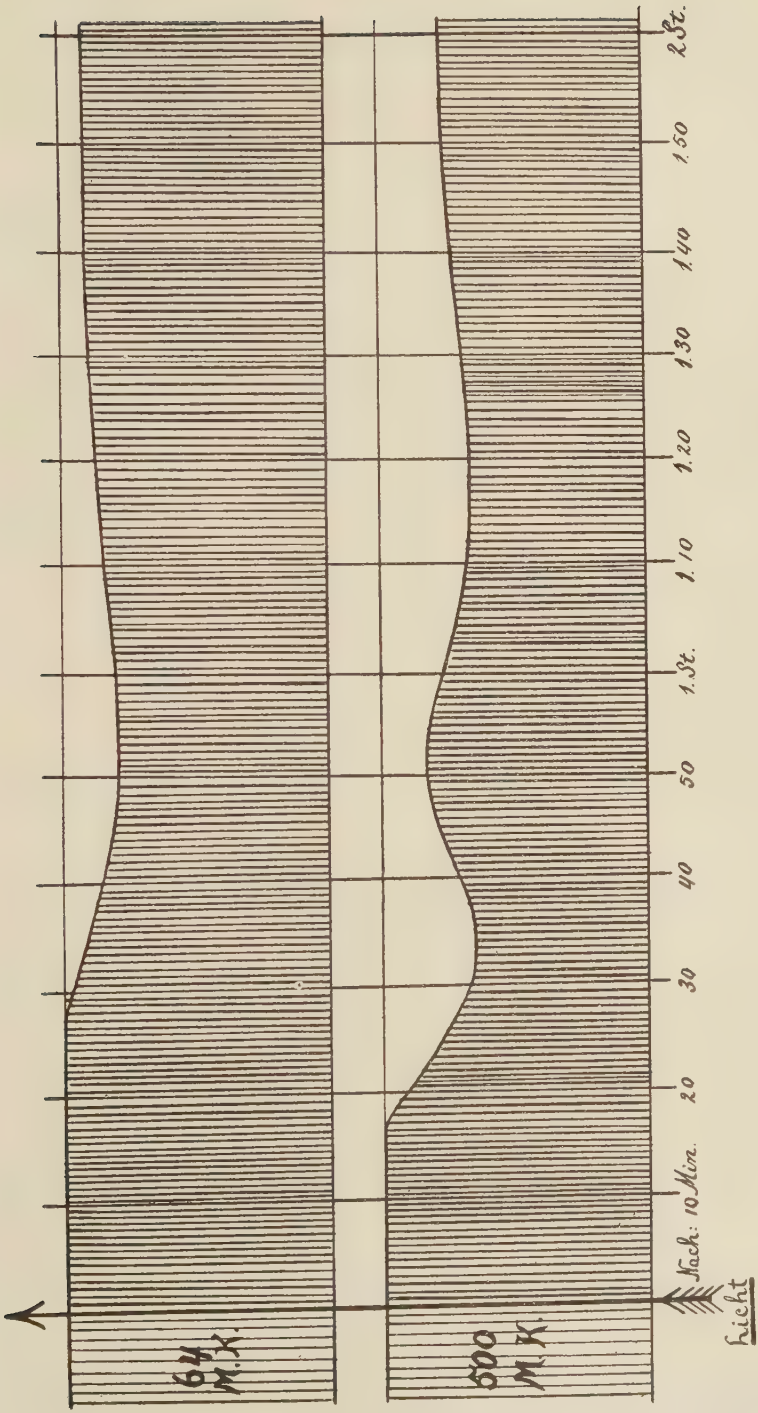


Fig. 10.
Lichtwachstumsreaktion der *Sinapis*-Wurzeln bei Dauerbelichtung in 64 und 500 M.K.

§ 28. DER PHOTOTROPISMUS UND DIE LICHTWACHSTUMSREAKTION DER SINAPIS-WURZELN BEI EINSEITIGER DAUERBELICHTUNG.

A. *Der Phototropismus.*

Obwohl das gleichzeitig Fehlen oder Auftreten des Phototropismus und der Lichtwachstumsreaktion der Wurzeln schon völlig mit meiner Theorie des Phototropismus stimmt, so will ich doch dem Phototropismus dieser *Sinapis*-Wurzeln noch etwas näher treten und genauer beobachten. Dazu stellen wir erst das Auftreten der phototropischen Krümmungen in verschiedener Intensität fest. Die Wurzeln wurden in grossen Petrischalen gezogen und auf Löschpapier in feuchter Luft wachsend dem Licht ausgesetzt (s. Fig. 12).

Tab. 88. 19 Wurzeln mit 1 M.K. einseitig belichtet.

Obwohl die Belichtung während $9^1/_2$ Stunde fortgesetzt wurde, wuchsen die 19 Wurzeln alle gerade weiter.

Tab. 89. 22 Wurzeln mit 8 M.K. einseitig belichtet.

Nach 2 St. 16 gerade, 1+, 5—.
„ $3^1/_2$ St. 15 gerade, 1+, 6—.
„ 5 St. 13 gerade, 1+, 8—.
„ 7 St. 11 gerade, 1+, 10—.

Die Reaktionszeit ist also auf mindestens 7 Stunden zu stellen, denn auch dann ist noch die Hälfte ungekrümmt.

Tab. 90. 32 Wurzeln mit 64 M.K. einseitig belichtet.

Nach $1^1/_2$ St. 27 gerade, 5—.
„ $2^1/_2$ St. 13 gerade, 19—.
„ $3^1/_2$ St. 9 gerade, 23—.
„ 4 St. mittlerer Winkel der gesammten Wurzeln $18^1/_2{}^0$.
Reaktionszeit zwischen 2 und $2^1/_2$ St.

Tab. 91. 24 Wurzeln mit 500 M.K. einseitig belichtet.

Nach 1 St. 16 gerade, 8—.
„ $1^1/_2$ St. 9 gerade, 15—.
„ $2^1/_2$ St. 4 gerade, 20—.
„ 3 St. 3 gerade, 21—.
„ 4 St. 1 gerade, 23—.
Mittlerer Winkel der gesammten Wurzeln $21^1/_2{}^0$.
Reaktionszeit $\pm$ $1^1/_4$ St.

Tab. 92. 22 Wurzeln mit 4000 M.K. einseitig belichtet.

Nach 1 St. 11 gerade, 11—.
„ $1^1/_2$ St. 5 gerade, 17—.
„ 2 St. 4 gerade, 18—.
„ $2^3/_4$ St. 1 gerade, 21—.
„ 4 St. 0 gerade, 22—.
Mittlerer Winkel der Wurzeln $26^1/_2{}^0$.
Reaktionszeit 1 Stunde.

Aus diesen fünf Tabellen ist der Phototropismus der *Sinapis*-Wurzeln bei Dauerbelichtung recht übersichtlich. In 1 M.K. bleiben die Krümmungen aus, in 8 M.K. treten sie noch recht verzögert auf, in 64, 500 und 4000 M.K. werden sie immer früher und kräftiger.

Die Fig. 12 gibt uns eine Aufnahme der *Sinapis*-Keimlingen nach mehreren Stunden in 500 M.K., und die Tab. 93 fasst die Hauptsachen noch einmal zusammen.

Tab. 93.

Intensität.	Reaktionszeit.	Prozent der gekrümmten Wurzeln nach 4 St.	Mittlerer Winkel nach 4 St.
1 M.K.	∞ St.?	0 %	
8 „	± 7 Stunden	± 32 %	
64 „	± $2^1/_4$ Stunde	78 %	$18^1/_2{}^0$
500 „	± $1^1/_4$ Stunde	96 %	$21^1/_2{}^0$
4000 „	1 Stunde.	100 %	$26^1/_2{}^0$

Auch das stimmt wieder mit dem Befund, dass die Lichtwachstumsreaktion in jenen niederen Intensitäten nicht oder nur schwach auftritt, bei diesen stärkeren Intensitäten aber um so kräftiger wird.

B. *Das Wachstum bei einseitiger Dauerbelichtung.*

Wir gehen jetzt dazu über das Wachstum auch einmal bei einseitiger statt vierseitiger Dauerbelichtung zu beobachten.

Dabei wird die Wurzel, so viel wie es in meiner Versuchsaufstellung möglich war, senkrecht zur Lichtrichtung bei einer 70-maligen Vergrösserung beobachtet. In den folgenden Tabellen beschreibe ich etwas ausführlicher was am Anfang der Reaktion auftritt.

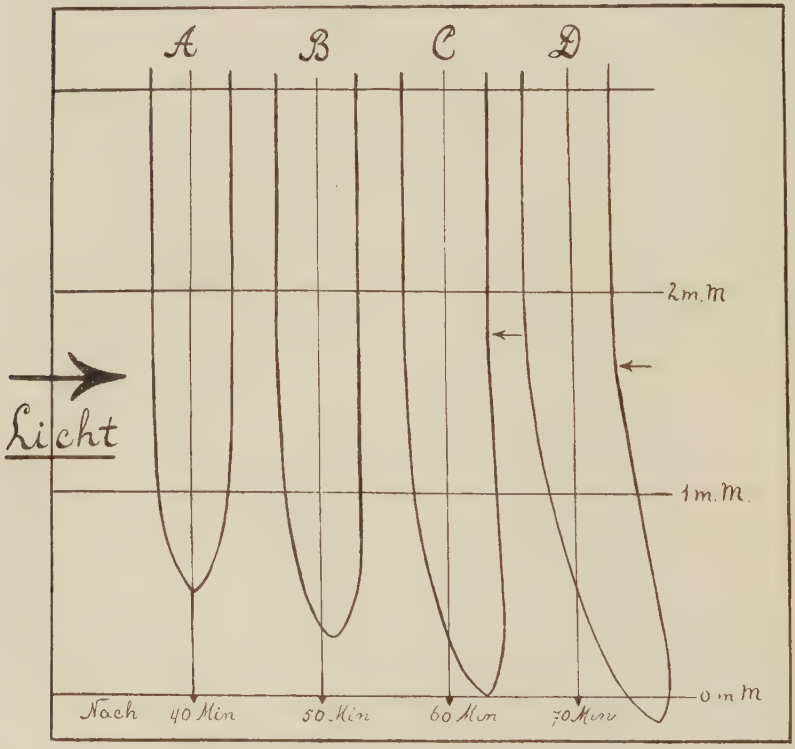


Fig. 11.

Der Krümmungsanfang bei den *Sinapis*-Wurzeln. Erklärung im Text. Nach den Ergebnissen der Tab. 95 u. 96.

Tabelle 94. Belichtet mit 500 M.K., einseitig.

30	19	35	20	55	19	Licht! 0	19	5	19	10	19	15	19	
20	20	25	20	30	17	35	17	40	17	45.				

Um 45 Min. nach Anfang der Belichtung sehen wir die erste Erscheinung an der Wurzelspitze eintreten. Es fällt nähmlich auf, dass während die Wurzel noch vollkommen gerade ist, die „Dunkelseite" von 0,8—0,3 m.M. von der

Spitze kerzengerade ist, während die „Lichtseite" von 0,8—0,9 m.M. an mit einem seichten Bogen nach der Spitze verläuft; also die Dunkel- und Lichtseite erscheinen im Anblick plan-convex mit Ausnahme von dem äussersten 0,3 m.M., welche als Ende der Wurzelspitze vollkommen symmetrisch bleibt (s. Fig. 11*B*).

Das Wachstum geht wie folgt weiter:

45 17 50 16 55 16 1 St.

Um 1 Stunde: 0,3 m.M. der Spitze bleibt vollkommen symmetrisch. An der geraden Dunkelseite bemerken wir jetzt auf 1,3 m.M. von der Spitze einen schwachen Knick. Die Lichtseite läuft von 1,0—1,2 an convex nach der Spitze. Die erst platt gewordene Dunkelseite wird also zunächst *nicht konkav* sondern wird mit einem sehr schwachen aber bestimmten Knick etwas umgelegt. Das ist die typische zweite Erscheinung, welche wir unterscheiden können. (Fig. 11*C*.)

1St. 16 1.5 17 1.10 17 1.15 16 1.20

Um 1St.15: 0,3 m.M., der Spitze vollkommen symmetrisch. Die Lichtseite ist von 1,2—1,4 m.M. an convex gebogen, und die Dunkelseite hat jetzt bei 1,3—1,5 ihren Knick, ist aber weiter gerade (nicht konkav) Fig. 11*D*.

Die Krümmung, welche also um ± 1 St. als Krümmung anfängt, wird aber schon um 45 Min. eingeleitet durch die plan-convexe Form (mit Ausnahme der äussersten Spitze). Wenn wir sie noch längere Zeit verfolgen, so wird der Knick mehr eine kurze konkave Strecke, während diese kurze konkave Stelle und der längere convexe Bogen an der Lichtseite, durch das Wachstum des spitzenwärts geliegenen Teiles der Wurzel allmählich mehr von der Spitze entfernt wird. Dass auch die äusserste 1,5 m.M. schon merklich wächst, haben wir am Ende des § 26 beschrieben.

Tabel 95. Belichtet mit 500 M.K. einseitig.

30 28 45 28 55 28 Licht! 0 28 5 28 10 28 15 28
20 28 25 26 30 24 35 27 40.

Um 40 Min. nach Anfang der Belichtung erscheint die

Dunkelseite platt, die Lichtseite convex, d.e Spitze bis 0,3 m.M. aber vollkommen symmetrisch.

40 27 45 (Fig. 11*B*).

Um 45 Min. tritt bei 1,7 m.M. der Knick auf, die Dunkelseite gerade, Lichtseite convex, 0,3 m.M. symmetrisch. (Fig. 11*C*.)

45 25 50 27 1St. 26 1St.5

Um 1 St. 5: der Knick liegt bei 1,8 m.M., der convexe Bogen fängt bei 1,9 m.M. an; 0,4 m.M. ist symmetrisch. (Fig. 11*D*).

Um 1 St. 40 liegt der Knick auf 2,0 m.M., um 2 St. 10 auf 2,2 m.M. von der Spitze entfernt.

Tabel 96. Belichtet mit 500 M.K., einseitig.

45 24 50 24 55 23 Licht! 0 24 5 23 11 24 16 24
21 21 26 20 31 23 36 23 41 21 48.

Um 48 Min.: mit Ausnahme der äussersten 0,2—0,3 m.M. erscheint die Wurzelspitze wieder plan-convex. (Fig. 11*B*.)

48 21 53 23 58

Um 58 Min.: der Knick ist auf 1,9 m.M. wieder sichtbar. (Fig. 11*C*).

58 23 1St.3 21 1.8 22 1.13

Um 1St.3: der Knick liegt auf 1,9 m.M., weiter ist die Dunkelseite bis auf 0,3 m.M. von der Spitze gerade; der konkave Bogen der Lichtseite fängt auf 2,0 m.M. an und ist besonders um 1,4—1,1 am deutlichsten; 0,3 m.M. der Spitze bleibt symmetrisch. (Fig. 11*D*.)

Um 1St.30 liegt der Knick auf 2,1, um 1St.45 auf 2,2 m.M. von der Spitze entfernt.

Fassen wir das Ergebnis betreffs des Eintretens der Krümmung aus diesen Versuchen (noch mehrere haben immer dasselbe Resultat geliefert) zusammen, so finden wir:

Die Lichtwachstumsreaktion (Wachstumsverringerung) tritt auch bei einseitiger Belichtung auf.

Sie geht immer dem Krümmungsanfang voraus.

Die Krümmung wird eingeleitet durch das plan-convex. Werden der zwischen 1,3— 1,9 m.M. bis 0,3 m.M. von

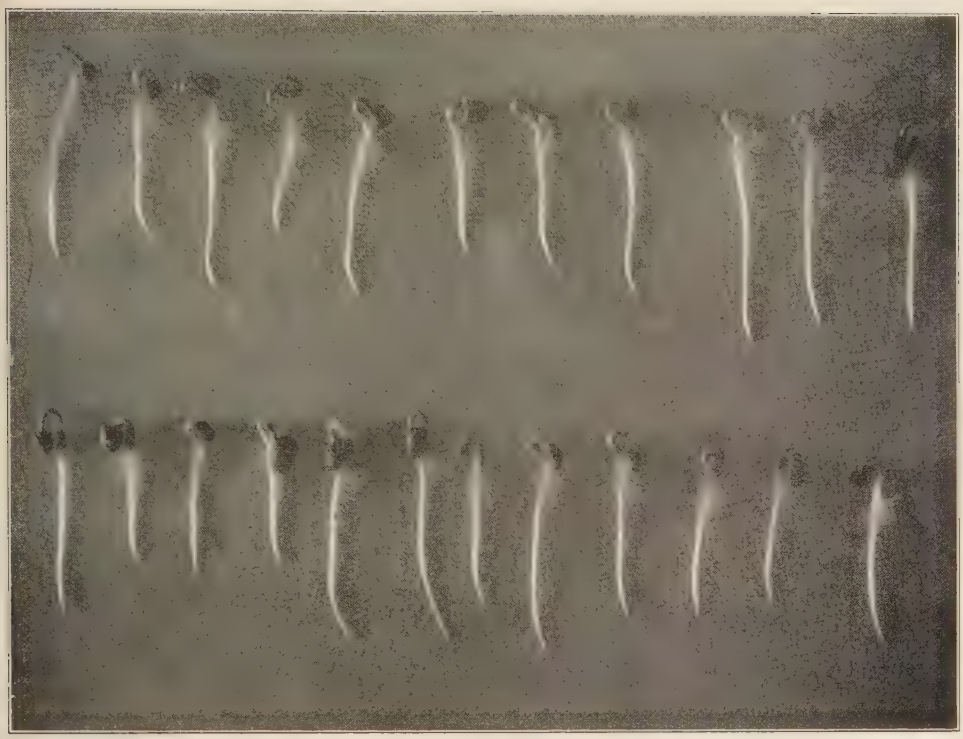


Fig. 12.

Die negativen Krümmungen der *Sinapis*-Wurzeln bei 500 M.K.-Dauerbelichtung nach mehreren Stunden.

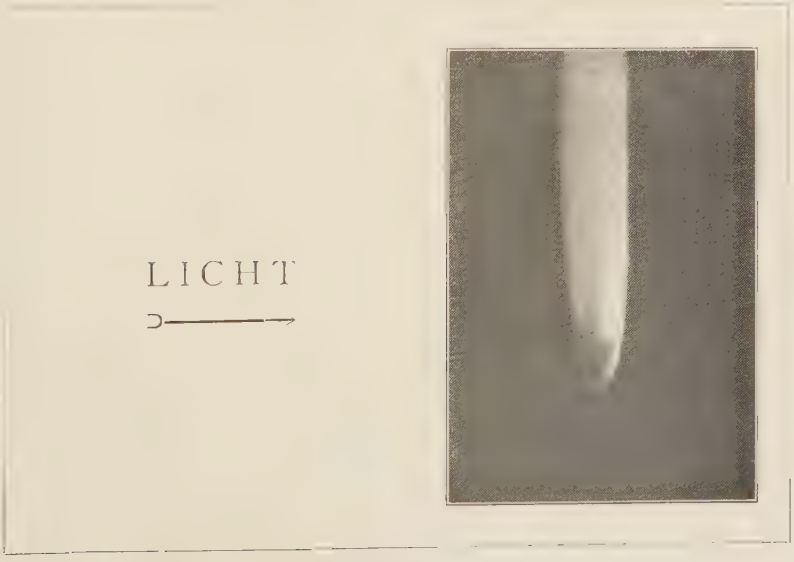


Fig. 13.

Photographische Aufnahme der Wurzelspitze von *Sinapis* bei dunklem Hintergrund von der linken Seite mit 500 M.K. belichtet. 20-mal vergrössert.

der Spitze geliegenen Strecke (Fig. 11*B*). In diesem Stadium ist also die dem Licht zugekehrte Seite dieser Strecke schon länger als die „Dunkelseite", da sie konvex und diese platt ist.

Die Krümmung selbst zeigt ihren ersten Anfang dadurch, dass man an einer bestimmten Stelle der „Dunkelseite" (1,3—1,9 m.M. von der Spitze) einen sehr schwachen Knick bemerken kann. Ungefähr auf derselben Höhe fängt zur anderen Seite der konvexe Bogen spitzenwärts zu laufen an.

Die Krümmung geht jetzt weiter, indem der Bogen mehr gewölbt wird und der Knick deutlicher und allmählich etwas mehr konkav wird. Die „Lichtseite" wird also etwas länger als die „Dunkelseite", wodurch sie die Spitze — so zu sagen — „umlegt".

Die äusserste Zone von ± 0,3 m.M. bleibt immer unverändert, also symmetrisch.

Die Krümmung tritt also nur in der ersten Hälfte (d.h. der spitzenwärts geliegenen Hälfte) der wachsenden Zone ein. Hier tritt also ein Wachstumsunterschied der Licht- und Dunkelseite auf. Die andere Hälfte, worin sogar die Stelle des maximalen Wachstums liegt, nimmt am Krümmungsanfang kein Teil, d.h. die Licht- und Dunkelseite bleiben gleich lang.

Im Laufe der Stunden sieht man die Anfangsstelle der Krümmung (den Knick) sich weiter von der Spitze entfernen, oder besser gesagt: sie gerat weiter von der Spitze entfernt, denn das rührt daher, dass der spitzenwärts geliegene Teil auch wächst und nachdem es länger wird sogar schneller wächst. Wir sehen doch den Knick (nach Tab 95 und 96) ungefähr jede Viertelstunde ± 0,1 m.M. weiter von der Spitze entfernt. Diesen Betrag von ± 400 μ pro Stunde können wir auf die Rechnung des Wachstums der oberen 2 m.M. stellen, da der Zuwachs der ganzen wachsenden Zone 1440 μ beträgt, also 3—4-mal mehr. Denn wir sehen aus der Tab. 73 (A—E) bei ziemlich roher Messung, dass wo 1,9—2,0—1,9—2,1—1,7 m.M. im Mittel ± 190 μ pro Stunde wachsen, die ganze Wachstumszone im Mittel 790 μ wächst, also ± 4-mal mehr. Dadurch komme ich zu dem Schluss, dass die Rückverschiebung der ursprünglichen Anfangsstelle der Krümmung, (des „Knickes"), nur scheinbar ist, weil sie durch den Zuwachs des apikalen Teiles bedingt wird. Hieraus folgt:

Die Zonen, welche beim Eintreten der Lichtwachstumsreaktion, und bei dem bald darauf folgenden Krümmungsanfang, weiter als ± 1,9 m.M. von der Spitze entfernt sind, haben *also auch an der weiteren Krümmung kein Teil.* Diese Zonen, worin meistens auch die am geschwindigst wachsende Stelle liegt, wachsen also an der Licht- und Schattenseite gleich stark, sind aber wenige Stunden später ausgewachsen, während die Zonen welche ± 1 Stunde nach dem Belichtungsanfang die Krümmung einleiteten jetzt ihre Stelle eingenommen haben.

C. *Die Erklärung des negativen Phototropismus der Sinapis-Wurzeln.*

Ich hoffe im Obigen vom Auftreten und Fortschreiten der Krümmung bei den *Sinapis*-Wurzeln eine möglichst genaue Beschreibung gegeben zu haben. Das wichtigste, was wir dabei beobachtet und berechnet haben ist dies, dass die Krümmung durch ungleiches Wachstum der Licht- und Dunkelseite jener Zone eintritt, welche zwischen 0,3 und 1,3—1,9 m.M. von der Spitze liegt. Wir sehen dabei, dass die „Dunkelseite" dieser Zone etwas weniger wächst als die Lichtseite. Wie ist das nun möglich, während die Wachstumsverringerung durch die Lichtreaktion um so stärker wird, je intensiver die Bestrahlung ist.

Wenn man mit einer starken Loupe bei dunklem Hintergrund die Wurzelspitze genau beobachtet in paralleler seitlicher Bestrahlung, bei Lampenlicht oder auf einiger Entfernung vom Fenster bei Tageslicht, so bemerkt man erstens, dass die Lichtseite stark glänzt. Man soll diesen äusserlichen Reflex, welche uns weiter nicht interessiert, von dem nach innen eingedrungenen Licht unterscheiden. Stellt man die Wurzelspitze ein wenig (z.B. 10^0) schräg abwärts von der Vertikale, wenn das Licht horizontal einfällt, so kann man den hinderlichen Glanz grossenteils los werden. Man kann dann weiter an den meisten Wurzeln deutlich beobachten, dass die vom Licht abgekehrte Seite der oberen 1—2 m.M. stärker leuchtet als die Vorderhälfte. Die lichte Stelle ist am breitesten und hellsten bei 0,5—0,8 m.M. von der Spitze und ist, schmaler werdend, bis auf ± 1,5—1,8 m.M. von der Spitze, bisweilen noch weiter, sichtbar. Eine photo-

grafische Aufnahme der Wurzelspitze bei seitlicher Bestrahlung und dunklem Hintergrund und bei 20-maliger Vergrösserung giebt die Fig. 13.

Wenn wir den *Phycomyces*-Sporangienträger als Versuchsobjekt benutzen, so bestimmt bei einem so hellen durchsichtigen dünnen Objekt die Lichtbrechung fast ausschliesslich die Lichtverteilung innerhalb der Zelle. Bei den 2 m.M. dicken vielzelligen Hypokotylen von *Helianthus globosus* (s. L. u. W. II) spielen hingegen die Absorption und die Zerstreuung des Lichtes, mehr als die Lichtbrechung, die grosse Rolle bei der Lichtungleichheit der Vorder- und Rückseite. Bei derartigen Organen wie die äusserste Spitze der *Sinapis*-Wurzeln, welche nur 0,3—0,4 m.M. dick ist, ist aber die Lichtbrechung von grösserer Bedeutung und die Absorption von geringerer Bedeutung als z.B. bei *Helianthus*:

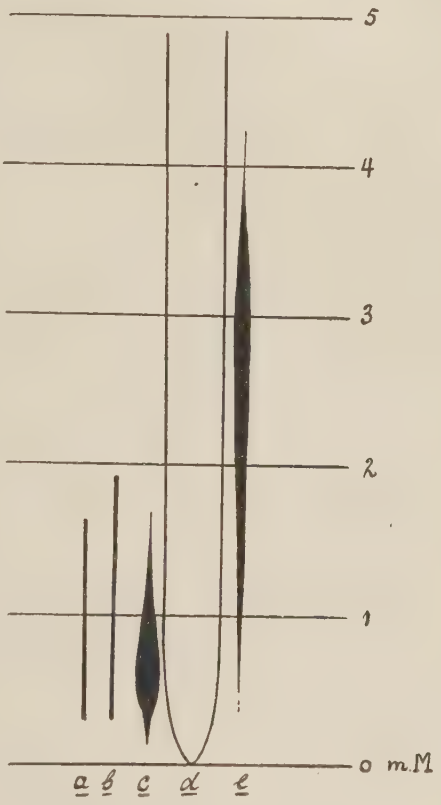


Fig. 14.

d. Die äussersten 5 m.M. der Wurzel; *e* die Wachstumsverteilung am Wurzelende; *c*. die Zone der von der Lichtkonzentration hervorgerufenen ungleichseitigen Lichtverteilung; *b*. die Zone durch derer ungleichseitiges Wachstum die Krümmung nach pl. m. 1 Stunde bewirkt wird; *a*. die Stelle, welche diese Zone eine Stunde vorher, also am Anfang der Belichtung einnahm.

1°. Wenn wir gleichstark absorbierende Mediën voraussetzen, was hier nur annähernd der Fall ist, und die Intensität des Lichtes durch Absorption in einer Schicht auf $\frac{x}{100}$ sinkt, so wird die Intensität nach Passierung einer 5-mal dickeren Schicht auf $(\frac{x}{100})^5$ sinken. Wenn also, wie ich früher berechnete, die Intensitäten in der Vorderhälfte

und Hintenhälfte bei *Helianthus* grossenteils durch Absorption sich verhalten wie $\pm$ 10 : 3, so würde das nähmliche Verhältnis bei der 5-mal dünneren Schicht wie die *Sinapis*-Wurzeln $\sqrt[5]{\frac{10}{3}} = \pm$ 10 : 8 werden.

Ich verstehe dass einer solchen Vergleichung natürlich noch kleine Fehler anhaften; aber man kann sich auf diese Weise doch eine Vorstellung machen von dem verschieden starken Einfluss der Absorption bei so verschiedener Dicke der Organe wie *Helianthus*-Hypokotylen und *Sinapis*-Wurzelspitzen.

2°. Die Lichtbrechung in der Wurzel*spitze* ist nicht nur eine Brechung in einer zilindrischen Linse, aber die Spitze hat eine Art paraboloïd-förmiger Krümmung. Dadurch werden die Lichtstrahlen (so weit sie nicht absorbiert oder zerstreut sind) nicht nur von den Seiten aber auch von unten her nach einer Strecke, oder Stelle, in der Hintenhälfte konzentriert. Dadurch wird eine hellere Stelle in der Hintenhälfte besonders bei 0,5—0,8 m.M. von der Spitze beobachtet, welche Stelle oberwärts, wo die Form der Spitze ihren Einfluss verliert und nur die Zilinderform in Betracht kommt, schmaler wird und bald verschwindet. Das Licht, welches die symmetrisch geliegenen und also im Vergleich zu einander homogenen Stellen der Vorder- und Hintenhälfte, dem Beobachter zusenden, lässt die Lichtkonzentration und stärkere Intensität der bewussten Strecke der Hintenhälfte deutlich hervortreten.

Das Verhältnis der Lichtstärken an den betreffenden Stellen selbst photometrisch zu bestimmen, wie ich dies bei *Helianthus* ausführen konnte, war bei diesen zarten Objekten unmöglich und darf auch nicht einfach aus der Fig. 13 abgeleitet zu werden.

Während nun oberhalb 2 m.M., wo die Wurzel gerade am stärksten wächst, die Form der Wurzelspitze keinen Einfluss hat, wo die Wurzel dazu etwas dicker ist als an der Spitze, da entsteht kein genügender Intensitätsunterschied, weil die Lichtbrechung welche die Belichtung der Hintenhälfte bevorzugt, hier eine geringere Rolle spielt, während die Absorption aber die Intensität der Vorderhälfte bevorzugt. *Wo aber in dem unteren* $1^1/_2$ *m.M. die Lichtkonzentration in der Hintenhälfte durch die gebogene Oberfläche der*

Spitze sehr verstärkt werd, da tritt ein Intensitätsunterschied, also eine Wachstumsungleichheit, also eine Krümmung ein.

Das ist die Ursache, wodurch ein grosser Teil der wachsenden Zone nicht krümmt, aber die Krümmung durch das ungleiche Wachstum jener Zone zu Stande kommt, welche in der ersten Stunde der Belichtung zwischen ± 0,5 und ± 1,5 m.M. von der Spitze entfernt ist. Wir sahen doch die Krümmung eintreten in der Zone, welche sich von 0,3 bis 1,3—1,9 m.M. ausstreckte. Dabei muss man noch bedenken, dass die Stelle welche beim Anfang der Krümmung auf 1,3—1,9 m.M. von der Spitze liegt, beim Anfang der Belichtung der Spitze noch etwas näher (± 1,2—1,6 m.M.) liegt.

Die Zone, welche die Krümmung zu Stande bringt, ist die Zone, welche eine deutliche Lichtkonzentration aufweist. (s. Fig. 14, wo die Verteilung der Krümmung, der Lichtkonzentration und des Wachstums über die wachsende Zone schematisch angedeutet ist).

Wie ausführlich bewiesen wurde, ist das Weiterrücken der Krümmungsstelle nur dem Wachstum der ursprünglichen Zone zuzuschreiben.

Es wird jetzt auf einmal klar, warum die Belichtung der äussersten Spitze gerade von so grosser Bedeutung ist, warum gerade die Spitze „phototropisch-empfindlich" heisst, und den Lichtreiz perzipiert.

Obwohl hiermit die Sache der phototropischen Krümmung der *Sinapis*-Wurzeln schon genügend gelöst ist, so habe ich noch einige Versuche angestellt um diese Erklärung zu kontrollieren.

1°. Ich stellte aus Lack sehr kleine Hülschen dar, indem ein Glasfaden zur Dicke der *Sinapis*-Wurzeln bis ± 1—1½ m.M. in den geschmolzenen Lack eingetaucht und wieder herausgezogen wurde. Der erstarrende Lacktropfen wurde an einer Seite ein wenig abgeplattet und vom Glasfaden abgenommen. Es wurden dann einige Wurzeln mit ihrer Spitze in diese kleinen „Lackschuhen" gesteckt. Die abgeplattete Seite der Hülschen ruhte auf dem feuchten Löschpapier, sodass beim Wachstum das Hülschen über die Unterlage fortgeschoben wurde.

Die auf diese Weise versehenen Wurzeln wurden dann

einseitig bestrahlt, wobei also 1—1½ m.M. der Spitze kein directes Licht aufnehmen konnte.

Von 19 Wurzeln in 500 M.K. waren dann nach einigen Stunden 7 *neg.*, 6 *pos.* abgelenkt, 6 *gerade.* Obwohl also weitaus der grösseste und stärkst wachsende Teil der Wurzel einseitig belichtet wurde, so konnte kein Phototropismus in eine bestimmte Richtung festgestellt werden. Wahrscheinlich haben die Lackhülschen das Fortgleiten über das Fliesspapier bisweilen gehindert und sind dadurch die Wurzeln zum Teil in positive oder negative Richtung abgelenkt.

2⁰. Um die Wurzeln gar nicht zu berühren, habe ich zweitens kleine schwarze Papierstreifchen, über die Wurzel hingebogen, dem Fliesspapier aufgesetzt. Sie wurden so über die Wurzelspitze gesetzt, dass 1—1½ m.M. vor den direkten Strahlen geschützt war und nur in diffusem Licht sich befand. weiter wurden die Papierstreifen beim Weiterwachsen der Wurzelspitze dementsprechend jede halbe Stunde ein wenig verstellt. Auf diese Weise empfing der oberste 1½ m.M. nur diffuses Licht, der grössere und stärkst wachsende Teil der Wurzel aber direkte einseitige Strahlen.

Von 19 Wurzeln in 500 M.K. waren dann nach einigen Stunden 3 *neg.*, 4 *pos.* abgelenkt, und 12 *gerade.*

3⁰. An dritter Stelle habe ich daran gedacht den schönen Versuch, welchen Buder bei *Phycomyces* angewandt hat, auf diese Wurzelspitzen anzuwenden. Dabei muss aber bemerkt werden, dass das Eintauchen der Wurzeln in Oel einen beträchtlichen Einfluss auf das Wachstum hat, indem der Zuwachs mindestens stark herabgesetzt wird, bisweilen sogar ganz aufhört. Zweitens muss man darauf achten, dass gerade die Wurzelspitze, wo das Gewebe grössenteils aus Zellwänden und Protoplasma besteht, ein stärkeres Brechungsvermögen hat als ein Gewebe (oder wie *Phycomyces* eine Zelle) mit grossen wasserreichen Vakuolen. Wir können hierüber die Angaben in der vorzüglichen Arbeit Senns (1908) heranziehen. Daraus ergiebt sich, dass die Membranen und das Plasma ungefähr ein gleiches Brechungsvermögen von ± 1,49 (1,47—1,51) aufweisen, während der Brechungsindex des Zellsaftes ungefähr = 1,34 ist. Die Brechung

im Gewebe der äussersten Spitze ist also stärker als jene im oberen Gewebe, und wenn wir die Wurzel wie BUDER in Paraffinöl (Brechungsindex = 1,46) eintauchen, so können wir damit die Brechung nicht umkehren, höchstens aufheben. Andere Oele anzuwenden mit höherem Brechungsvermögen geht nicht leicht, weil die meisten schädlich sind. Ein Versuch mit Cassia-Oel (Brechungsindex = 1,59) konnte mir nicht gelingen, weil die Wurzeln ihr Wachstum einstellten und sich sogar verkürzten. Ich habe dann einigeVersuche mit dem weniger schädlichen, aber leider zu schwach brechenden Paraffinöl angestellt.

Die Wurzeln wurden in eine Küvette aufgestellt, welche am Anfang der Belichtung mit 4000 M.K. so weit mit Paraffinöl gefüllt wurde, bis die Wurzeln 1—2 c.M. hineintauchten. Um ein Effekt zu erreichen innerhalb kurzer Zeit, damit der schädliche Einfluss der abnormalen Verhältnissen nicht zu lang einwirken konnte, wurde mit der starken Intensität von 4000 M.K. durchbelichtet. Hierbei fand ich aber das Wachstum bei den Wurzeln in ziemlich verschiedenem Maasse herabgesetzt, sodass der Zuwachs in 4000 M.K. bei 20° C. in $2^1/_2$ St. $\pm$ $^1/_2$—$1^1/_2$ m.M. betrug, bei wenigen Wurzeln aber aufgehoben wurde. Dennoch ergab sich dabei ein bemerkenswertes Resultat. Dabei wurde meine Beobachtung mit gleichem Ergebnis von einer anderen Person kontrolliert.

Versuch	I:	9 Ex., nach $2^1/_2$ St.:	2 neg.,	4 pos., 3 gerade.
„	II:	8 Ex., „ „ :	0 neg.,	5 pos., 3 gerade.
„	III:	11 Ex., „ „ :	3 neg.,	6 pos., 2 gerade.
„	IV:	11 Ex., „ „ :	1 neg.,	6 pos., 4 gerade.
Zusammen:		39 Ex., nach $2^1/_2$ St.:	6 neg.,	21 pos., 12 gerade.

Die Krümmungen waren aber bei den meisten Wurzeln — wie bei einem schwachen Wachstum verständlich ist — nur schwach und wurden mit der Loupe beobachtet. Aber die Neigung zur positiven Richtung tritt deutlich hervor. Nun muss man aber diese positiven Krümmungen näher betrachten bei einer 20—40-maligen Vergrösserung. Dann ergiebt sich dass jetzt diese Krümmung *nicht* durch ungleiches Wachstum in der Zone $\pm$ 0,5 —$\pm$ 1,5 mit einem Knick bei 1,3—1,9 m.M. anfängt.

Es entsteht hier meistens bei $\pm$ 2,2—2,8 m.M. von der Spitze,

also gerade in der Zone des maximalen Wachstums, eine Krümmung, wobei eine konvexe und konkave Seite entsteht!

Dies lässt sich wie folgt erklären: Wo das Brechungsvermögen der äussersten Spitze dem des Oels nicht hintersteht, da wird die Linsenwirkung der Spitzenform durch das Oel nicht umgekehrt, aber jedenfalls so weit aufgehoben, dass die allgemeine negative Krümmung ausbleibt. Im Teil der maximalen Streckung, treten in Luft keine Krümmungen auf, weil die Intensitätsabnahme durch Absorption zusammen mit der Intensitätserhöhung durch Konzentration von vorn nach hinten, hier nicht zu einem genügenden Lichtungleichheit führt (s. oben). Wo aber in Oel die Absorption im Organ dieselbe bleibt, die Lichtbrechung aber aufgehoben oder vielleicht durch den mehr wässrigen Inhalt dieser Zellen hier sogar umgekehrt wird, da kommt jetzt eine Lichtungleichheit zustande, wobei die Hintenhälfte schwächer belichtet ist als die Vorderhälfte, und es entstehen also meistens positive Krümmungen. Wir können das Ergebnis dieser Versuche mit Oel folgendermassen zusammenfassen.

Die Wurzeln von *Sinapis alba*, in Luft belichtet, zeigen in dem stärkst wachsenden und grösseren Teil der wachsenden Zone keine Krümmung, weil kein genügende Lichtungleichheit hier auftritt. In der äussersten $\pm$ 1½ m.M., wo durch die Form der äussersten Spitze (und vielleicht zum Teil auch durch stärkere Brechung dieses Gewebes) zu folge stärkerer Konzentration eine Intensitätsungleichheit hervorgerufen wird, da entsteht wohl eine Wachstumsungleichheit und somit eine negative Krümmung. Umringen wir jetzt diese Wurzeln mit einem Stoff, wodurch die Lichtkonzentration von vorn nach hinten stark herabgesetzt, oder aufgehoben wird, so sehen wir dass der ungleiche Zuwachs nahe der Spitze (d.h. die negative Krümmung) ein gleicher Zuwachs wird, und dass das sonst gleichmässige Wachstum der weiteren wachsenden Zone in ein ungleichseitiges Wachstum d.h. in eine positive Krümmung übergeht. Tatsächlich kann man also sagen, dass so wohl die apikale Zone von $\pm$ 1½ m.M. als der übrige Teil der wachsenden Zone in positive Richtung abgeändert werden; was negativ krümmte wird gerade, und was gerade blieb wird positiv.

Ich will aber dafür warnen solchen Versuchen zu grossen

Wert beizulegen, weil die Oel-Umgebung so abnormal ist, und man tatsächlich erst den Verlauf des Wachstums und weiter die Lichtwachstumsreaktion in Oel bestimmen müsste. Der schädliche Einfluss einer solchen abnormalen Umgebung wird leicht zu schwer erklärbaren oder auch zufälligen bedeutungslosen Krümmungen Anlass geben. Dass die Versuche hier — ungeachtet wenige negative Krümmungen — meine Theorie des Phototropismus auf Neuem bestätigen, ist gewiss wohl kein Zufall aber bei solchen abnormalen Verhältnissen doch wenigstens ein Glück. Man wird sich vielleicht wundern, dass ich selbst gegenüber dem Wert solcher Versuche etwas reserviert bin. Das rührt daher, weil ich fürchte, dass bei weiterer Anwendung dieser Methode man bei den Resultaten die verwickelten Folgen solcher abnormalen Verhältnissen besonders in Beziehung zum Wachstum nicht genügend berücksichtigen wird oder kann.

Immerhin haben die unter den Punkten 1—3 angeführten Versuche die Erklärung des negativen Phototropismus der *Sinapis*-Wurzeln, welchen wir schon aus den Tatsachen völlig klarlegen konnten, auf Neuem vollkommen bestätigt.

Auf diese Weise hat eine genaue Bestimmung der Lichtwachstumsreaktion, der Wachstumsverteilung, des Krümmungsvorgangs und die Berücksichtigung der Lichtverteilung, auch bei den Wurzeln von *Sinapis alba* die Richtigkeit meiner Erklärung des Phototropismus bewiesen: *Wo das Licht eine Wachstumsreaktion hervorruft, ruft eine ungleiche Lichtverteilung ein ungleiches Wachstum hervor, welches wir Phototropismus nennen.*

Da wir jetzt für die *Sinapis*-Wurzeln klargelegt haben, was diese „phototropische Perzeption speziell durch die Spitze bedeutet", so möchte ich der Deutung dieser Erscheinung noch etwas näher treten.

Durch die Form der Wurzelspitze wird aus rein physikalischen Gründen in dem äussersten 1½ m.M. eine Lichtungleichkeit hervorgerufen, welche weiter nach oben fehlt oder gering ist. Diese Lichtungleichheit hat notwendig eine Wachstumsungleichheit und somit eine Krümmung zur Folge.

In gewissem Maasse kann man hier aber von einer Perzeption der Spitze reden bleiben, ja sogar kann man diese perzep-

torische Linsenwirkung der Spitze den „Lichtsinnesorganen" HABERLANDTS anreihen, obwohl ich jede tendenziöse Benennung vermeiden möchte. Die Linsenwirkung der Wurzelspitze (oder auch jene von *Phycomyces*) oder der Laubblätterzellen kann man der Wirkung der Augenlinse parallel stellen, d.h. es wird dadurch rein physikalisch eine Lichtungleichheit hervorgerufen. Wenn einmal die Lichtungleichheit entstanden ist, da ruft diese weiter in den Zellen ungleiche physische und chemische Aenderungen hervor, welche bei manchen Pflanzenorganen (wie bei den *Sinapis*-Wurzeln) z.B. zu Wachstumsungleichheiten führt, beim Auge zu gewissen bekannten Retina-Erscheinungen. Bis so weit kann man die Vergleichung der pflanzlichen Organen mit den höheren Lichtsinnes-Organen ziehen. Höchstens wird der Einfluss dieser chemischen Aenderungen sich vielleicht bisweilen bei der Pflanze auch auf eine kurze Strecke fortpflanzen können. Zu einer weiteren Vergleichung mit der bei höheren Lebewesen darauffolgenden Perzeption in einem Zentralorgan und der hieraus wieder hervortretenden Reflexbewegung hat man bei der Pflanze nicht das Recht, weil jeder Beweis hierfür durchaus fehlt und eine derartige Vorstellung zu fataler Verwirrung führt. Die Entwicklungshöhe der Pflanze im Hinsicht zur Lichtperzeption und Lichtreaktionen (wie Krümmungen, Chlorophyllkörnerbewegung u.s.w.) geht nicht höher wie z.B. jene der Netzhautzellen.

§ 29. DAS PROBLEM DES PHOTOTROPISMUS UND SEIN ENDE.

Seit vielen Dezenniën, fast während eines Jahrhunderts ist der Phototropismus der beliebte Gegenstand mannigfaltiger Forschungen gewesen. Besonders De Candolle (1832) hatte dem Phototropismus die ersten wissenschaftlichen Untersuchungen gewidmet. Er hat auch eine Erklärung dieser Krümmungserscheinungen zu geben versucht, welche seinerseits zu einfach und primitiv aufgestellt, aber von den spätern Kritikern zu weit verworfen wurde. Er suchte doch die positiven Krümmungen dadurch zu erklären, dass die Dunkelseite (also die mehr etiolierte Seite) weniger vom Licht gehemmt wurde wie die Lichtseite und das Organ dadurch krumm wurde. Denn es war ihm bekannt, dass die Stengel im Licht im Allgemeinen langsamer wachsen als im Dunkel. Als aber später — u.A. von Sachs — darauf hingewiesen wurde, dass diese Erklärung jedenfalls nicht für negativ-phototropische Organe und ebenso wenig für glashelle einzelne Zellen zutreffen konnte, da war mit Einem der Prinzip von De Candolle abgelehnt. So wurde bei der weiteren Entwicklung unserer Kenntniss des Phototropismus und der Reizerscheinungen im Allgemeinen die verälterte Meinung De Candolles bis 1914 nicht mehr berücksichtigt. Es hatte aber keiner bewiesen, dass seine Auffassung jedenfalls für die betreffenden positiven Stengel auch falsch war. Zweitens wurde im Falle der glashellen einzelnen Zellen, derer Vorder- und Rückseite keinen merklichen Intensitätsunterschied aufweisen sollten, die Lichtbrechung ganz übersehen. Drittens war im Allgemeinen bis vor Kurzem die Kenntniss der Reaktion des Wachstums auf Licht (besonders auch der einzelnen Zellen und der Wurzeln) so dürftig, ungenau und fehlerhaft, dass man tatsächlich kein Recht hatte auf Grund dieser Kenntniss die Erklärung des Phototropismus aus Licht-Wachstumsreaktionen so doktrinär abzuweisen.

Die Ablehnung nun der anfänglichen — und allerdings

viel zu oberflächlichen — Erklärung De Candolles, hat dann aber weiter einen überaus wichtigen Einfluss auf die theoretische Auffassung des Phototropismus — und der Reizerscheinungen im Allgemeinen — ausgeübt. Das Studium des Einflusses des allseitigen Lichtes auf das Wachstum wird ein ganz anderes als die Untersuchung des einseitigen „Lichtreizes," und man findet diesen Stoff in den meisten Handbüchern in zwei verschiedenen Kapitteln weit von einander entfernt behandelt. Hat doch das einseitige Licht, wie ein Reiz, bald die so demonstrative Krümmungsreaktion zur Folge, während das Wachstum nach den herrschenden Anschauungen (s. Pfeffer 1904) nicht zu einer auffälligen Reaktion durch das Licht gereizt und nur allmählich etwas verlangsamt werden sollte. Die bequemere makroskopisch wahrnehmbare Krümmungsreaktion wurde immer wieder zum Gegenstand der Untersuchung gewählt, die mühsameren mikroskopischen Beobachtungen des Wachstums unter dem Lichteinfluss wurden längere Zeit vernachlässigt. Dadurch entwickelte — oder besser verwickelte — sich die Untersuchung des einseitigen Lichtreizes in ausgedehntem Maasse, bevor wir genügend über die Einwirkung des gleichseitigen Lichtes unterrichtet waren. Wo etwas genauere Messungen des Wachstums in Licht früher von Vines (1878), Reinke (1876) und Stameroff (1897) angestellt wurden, da waren die Beobachtungen nicht zahlreich genug und wurde die Belichtung intermittierend gemacht, wodurch die typische Lichtwachstumsreaktion ganz oder zum Teil verschleiert wurde.

Durch diese Umstände sehen wir das Problem des Phototropismus sich so entwickeln, dass an einen direkten Einfluss des Lichtes auf die Wachstumserscheinung nicht mehr gedacht wird. Das empfindliche Protoplasma wird speziell phototropisch erregt. Wenn die Erregung stark genug geworden ist, giebt sie zu der weiteren phototropischen Reaktion Anlass und bedient sich um die gleichseitige Lichtlage zu erreichen eines ungleichen Wachstums der Vorder- und Rückseite. Obwohl man bei allen Krümmungsreaktionen hat zustimmen müssen, dass sie nur durch ungleiches Wachstum der Vorder-und Rückseite entstehen können, so hat man sich diese Reaktion des Wachstums von der bei ungleichseitiger Belichtung auftretenden pho-

totropischen Erregung des Protoplasmas abhängig gedacht. Von der phototropischen Erregung dieses Protoplasmas würde es — wie von einem primitiven Zentralorgan — abhängen, ob das Organ mit einer starken oder schwachen, mit einer positiven oder negativen Krümmung auf die ungleichseitige Belichtung reagieren wird — und das phototropisch erregte Organ würde dies weiter mittels eines ungleichen Wachstums erreichen.

Nach De Candolle und bevor ich seit 1914 meine Theorie des Phototropismus ausgeprochen habe, ist dies im Kurzen ohne Ausnahme die Auffassung des Phototropismus. Nun haben wir bei dieser Anschauung der Hauptsache nach zwei Richtungen zu unterscheiden, welche seit einigen Dezenniën einander bekämpfen. Da man sich das ungleiche Wachsen nicht erklären will *als ein örtlich ungleiches Wachstum durch die örtlich ungleiche Lichtintensität,* so muss man bei der Hypothese einer spezifischen phototropischen Erregung entscheiden, wodurch das Protoplasma so erregt wird, das später das Organ sich merkwürdigerweise gerade zu der Lichtrichtung orientiert! Und dabei entstehen zwei verschiedene Auffassungen. Nach der ersten, besonders schon von Sachs vertretenen Meinung, ist es die Richtung der Lichtstrahlen selbst, welche vom empfindlichen Protoplasma perzipiert wird. Diese Meinung wurde neuerdings noch auf unrichtigen Gründen (s. Licht und Wachstum I) von Noack (1914) und sogar noch vor kurzem von Heilbronn (1917) (s. unten) verteidigt. Nach der zweiten, am besten von Oltmanns gegebenen Auffassung, ist es nicht die Richtung, sondern der Intensitätsunterschied in der Zelle oder im Organ bei einseitiger Belichtung, welcher als Reiz für das Protoplasma auftritt und die Orientierung zur Lichtrichtung ermöglicht. Gewiss steht diese Auffassung etwas stärker als die erste, weil die Perzeption eines Intensitätsunterschieds bei weitem nicht so hypothetisch ist, als die einer Lichtrichtung.

Ich brauche nicht länger beim Streit dieser beiden Meinungen zu verweilen, denn ich bestreite das Prinzip, dass beiden zu Grunde liegt. Die herrschende Auffassung sagt, dass das Wachstum nur sekundär ungleichseitig wird zur Erreichung einer bestimmten Krümmungsrichtung, nachdem zuvor das Protoplasma die Ungleichseitigkeit des Lichtes

(durch Richtung oder Intensitätsunterschied) perzipiert hat und von ihr erregt ist. Sie glaubt in einer spezifischen „phototropischen" Empfindlichkeit, „phototropischen" Perzeption, „phototropischen" Erregung. Ich lehne das Alles mit Bestimmtheit ab und nenne es eine überflüssige und irreführende Hypothese, welche in einem halben Jahrhundert nicht bewiesen ist. Sie ist schädlich weil sie zu unrichtigen verwickelten reizphysiologischen Betrachtungen Anlass gegeben hat und den Gedankengang von den wahren physiologischen Vorgängen in den Zellen abgelenkt hat. Die fundamentelle und karakteristische Lebenserscheinung des Wachstums, welche aus dem Betrieb der Assimilations- und Dissimilationsreaktionen hervortritt, wurde um so weniger erforscht und in Betracht gezogen, je mehr die Reizphysiologen auf die mannigfaltigsten Weisen die Objekten reizten: einseitig, zweiseitig, antagonistisch, unter verschiedenen Winkeln, intermittierend, invers gestellt, zugleich geotropisch, teilweise verdunkelt, mit Spitzenbedeckung oder mit Schürzen, mit Eingipsen und schliesslich sogar dekapitiert oder mit anderen horribelen Wunden, wobei vielfach der Untersucher mehr reizend als physiologisch arbeitet. Denn jederman wird fragen: „Und wie steht es denn mit dem Wachstum, welches bald die Krümmung bewirken muss? Wird das Wachstum nicht abgeändert, wenn man auf so verschiedene und bisweilen so derbe Weise (Traumatotropismus, dekapitieren, eingipsen!) die Pflanze angreift?" Aber in der Reizphysiologie hat man den direkten Einfluss auf das Wachstum viel zu wenig in Betracht gezogen, weil man so sehr überzeugt war, dass die Perzeption des Reizes durch das empfindliche Protoplasma der prinzipielle Faktor war. Wenn die Erregung des Protoplasmas nur eine gewisse Höhe erreicht hatte, konnte die Krümmungsbewegung in die bestimmte Richtung erfolgen.

Zu dieser Entwicklung der Auffassungen hat auch besonders die damit verbundene Vorstellung der Reizwirkung als Auslösung beigetragen. Das Auslösungsprinzip, namentlich von Pfeffer ausgearbeit und für die Reizphysiologen besonders der jüngeren Zeit die beliebte Vorstellung, verstärkte noch den Gegensatz zwischen der Perzeption, wie durch ein primitives Zentralorgan, und die Bewegungsreaktion, wie eine primitive Reflexbewegung.

So hat man sich allmählich die Beschaffenheit der einzelnen Pflanzenzelle viel zu psychisch vorgestellt und auf die einzelne Zelle Vorstellungen und Begriffe aus der menschlichen Sinnesphysiologie übertragen, welche da nur auf das recht complizirte System des Gehirns mit Sinnes organen und Nerven als Gesammtheit angewandt werden darf, nicht aber auf die kleine Teilarbeit einer einzelnen Zelle. Obwohl ich nur zu sehr überzeugt bin, dass die einzelne Zelle — aber auch das physisch-chemische System — primitive Grundlagen des höheren vielzelligen und differenzierten Systems aufweist, so muss ich doch aufs kräftigste für die Uebertragung gewisser Begriffe auf die einzelne Zelle oder auf die primitiven Pflanzengeweben warnen, wenn man damit die tiefe, verwickelte psychische Beschaffenheit des Protoplasmas betonen will. Das führt nur von der wissenschaftlichen Analyse ab, welche uns den wahren Bau des Lebens muss erkennen lassen. Ausserdem stellt sich vielfach diese Vorstellung ein, wo durch Unzulänglichkeit der Versuchsergebnissen bessere Begriffe fehlen. So hat man sich vielfach mit dem Ausdruck „Auslösung" zufriedengestellt, wo die quantitativen Verhältnisse ungenügend bestimmt wurden und die Analyse somit unterblieb. Durchaus verfehlt ist es die Auslösung als das Kriterium einer *physiologischen* Reizwirkung anzusehen, denn gerade gewisse physikalischen Systeme liefern die besten Beispiele einer echten Auslösung.

Als ich aber in 1908 meine Untersuchungen über die Perzeption des Lichtes anfängte, so war ich ebensehr mit jenem Gedankengang einverstanden. Und als ich die Präsentationszeit immer mehr verkürzen konnte und schliesslich bemerkte, dass schon Belichtungen von $^1/_{100}$, $^1/_{1000}$ Sek. von der Pflanze aufgenommen wurden und zur Reaktion führten, so schien mir das anfangs um so mehr ein Beweis der typischen Auslösung. Die Produkte, welche sich aus Zeit und Intensität ergaben, warfen dann aber ein neues Licht über diese Sache und liessen auf diesem Punkt die Wirklichkeit einfacher und klarer erscheinen, als wie wir sie vorher geahnt hatten. Es ergab sich hieraus doch den Grundsatz der Photochemie, welche die weitere Untersuchung der quantitativen Beziehung zwischen Reiz und Reaktion (z.B. im Spektrum) ermöglichte. Und damit war gerade das karakteristische einer Auslösung angegriffen. Die photochemische Beschaffenheit der Perzeption

liess sich dann weiter in den verschiedenartigen Versuchen bis in Einzelheiten aus der Reaktion erkennen.

Aber das gab noch keine Lösung der phototropischen Erscheinung im Ganzen. Obwohl die in der Literatur bekannten Tatsachen nicht ermutigend waren, so konnte ich doch nicht glauben dass, wenn die einseitige Belichtung einen Wachstumsunterschied hervorruft, die allseitige Belichtung keine typische Wachstumsreaktion hervorrufen würde. Und dieser Gedankengang führte zur Entdeckung der Lichtwachstumsreaktion bei *Phycomyces nitens,* welche ich in 1914 publizierte, während Vogt für *Avena* ebenfalls eine Lichtwachstumsreaktion feststellte.

Als es sich nun herausstellte, dass das Wachstum mit einer typischen Reizreaktion auf das Licht (gleichseitig oder nicht) antwortet, da habe ich untersucht erst bei *Phycomyces,* später bei *Helianthus,* ob nicht diese Lichtwachstumsreaktion die völlige Erklärung des Krumm-werdens der Organe ist, wenn das Licht ungleichseitig einfällt und es also notwendig ungleichseitige Wachstumsänderungen hervorruft. Und da dies schon bei *Phycomyces* bis in Einzelheiten zutraf, so habe ich meine Erklärung des Phototropismus schon in 1914 für *Phycomyces* gegeben und sie in 1915 näher für *Helianthus*-Hypokotylen bewiesen. Obwohl meine Theorie, welche so sehr gegen die allgemeine Auffassung eingeht, öffentlich noch keinen Anklang gefunden hat, so brauche ich jetzt nach den Erfahrungen bei *Phycomyces, Helianthus* und *Sinapis* nicht mehr daran zu zweifeln, dass sich dies wohl bessern wird. Denn sie arbeitet nur mit den Tatsachen und braucht nicht mehr die ganz unbewiesene Hypothese einer spezifisch-phototropischen Perzeption, Empfindlichkeit und Erregung des Protoplasmas. Man kann dieses Prinzip mit seinen verwickelten Konsequenzen, so wie wir es bis vor kurzem gepflegt und anerkannt haben, wie einen Ballast fahren lassen. Nach dem üblichen Prinzip ist die phototropische Erregung primär und das ungleiche Wachstum sekundär, das ungleiche Wachstum also nur Mittel (Reflex-bewegung) um sich zur perzipierten Lichtrichtung zu orientieren. Dagegenüber stelle ich: *die Reaktion des Wachstums auf Licht ist primär, der Phototropismus ist sekundär.* Sie ist der notwendige Erfolg der Lichtwachstumsreaktion, wenn das Licht durch Ungleichseitigkeit eine

ungleichseitige Lichtwachstumsreaktion bedingt. Auch die Tatsache, dass der Phototropismus der Pflanze nützlich sein kann (besonders z.B. bei der Orientierung der Blätter) ist mir kein Reden die kausale Reihenfolge der Wirklichkeit umzuordnen. Dass die bei einem immerhin kausalen Zusammenhang hervortretenden Erscheinungen oder Eigenschaften im Allgemeinen dem Individuum „nützlich", „zweckmässig" sein können, ist eine Tatsache, welche mit dem Kausalverband nicht streitet und eine allgemeine, andersartige Erklärung braucht, welche wir hier ruhen lassen können.

Was nun dem Phototropismus anbetrifft, so will ich mit Absicht stark betonen, wie es mir überaus nötig und hohe Zeit erscheint sich von dem bis jetzt üblichen Gedankengang beim Phototropismus loszumachen.

Das Problem an sich des Phototropismus ist leer geworden. Weitere theoretische Betrachtungen über dieses Problem würden uns nur noch länger von der Forschung der wirklichen und dadurch inhaltsreichen Erscheinungen des Wachstums fernhalten. Im Phototropismus selbst doch liegt kein Problem; denn der Phototropismus ist eine reine Wachstumserscheinung. Aber das Wachstum ist als Lebenserscheinung eine Problem voller Tiefe.

Da man aber nicht leicht das Alte fahren lässt, besonders wenn es uns längere Zeit gefesselt hat und weil man die Tiefe und Reiz eines Problems nicht gern als erschöpft aufgiebt, wenn man sie noch nicht in einem neuen erblickt, so scheint es mir nicht überflüssig hier im kurzen die Tatsachen zusammenzufassen, welche ich meines Erachtens zum Beweis dieser Auffassung gegeben habe, und will ich weiter in § 30 die Bestimmung des neuen Problems etwas näher erläutern.

I. Die Organe, welche bei einseitigem Licht phototropisch krümmen, zeigen eine Lichtwachstumsreaktion in gleichseitiger so wohl wie in einseitiger Belichtung. *(Phycomyces, Helianthus, Sinapis*-Wurzeln).

II. Die Organe, welche keine Lichtwachstumsreaktion aufweisen, zeigen unter den nähmlichen Versuchsbedingungen

auch kein Phototropismus bei einseitiger Belichtung (*Raphanus*- und *Avena*-Würzeln).

III. Bei einseitiger Bestrahlung geht immer die Lichtwachstumsreaktion (Wachstums-Beschleunigung oder -Verringerung) der Krümmung voraus. Die Krümmung entsteht niemals ohne vorhergehende Wachstumsreaktion.

IV. Der Phototropismus der Sporangienträger von *Phycomyces nitens* wird durch die ungleiche Lichtwachstumsreaktion an Vorder- und Rückseite der Zelle bedingt. Diese ungleiche Reaktion des Wachstums wird durch die ungleiche Belichtung bedingt, welche von der Lichtbrechung in diesen Zellen wie in zilindrischen Linsen hervorgerufen wird.

Bei Einwirkung bestimmter Lichtmengen kann man aus der Lichtwachstumsreaktion und der Lichtbrechung in der Zelle, die *Zeit* des Eintretens der Krümmungen, die *positiven* Krümmungen nach mässigen Lichtmengen, das *Hin- und Herschwanken* nach grossen Lichtmengen, die *negativen* Krümmungen besonders oberhalb 2 Mill. M.K.S., völlig erklären. Diese Erscheinungen folgen notwendig daraus.

Das Auftreten positiver Krümmungen bei Dauerbelichtung in mässigen Intensitäten und negativer Krümmungen in sehr hohen Intensitäten erfolgt ohne weiteres aus dem Wachstums-surplus, welches in mässigen Belichtungen mit der Intensität steigt, in den hohen aber sinkt und in ein Wachstumsdefizit übergeht.

V. Es stellte sich heraus, dass nur die Belichtung der kleinen wachsenden Zone eine Lichtwachstumsreaktion hervorruft, dass also das Licht nicht auf die ganze Zelle, sondern auf das Wachstum bestimmter Zellwandteile einwirkt. Und ebenfalls können die phototropischen Krümmungen nicht hervorgerufen werden, wenn man die kleine wachsende Zone genau verdunkelt, obwohl die ganze weitere Zelle einseitig bestrahlt wird. Das letzte stimmt also mit der Erfahrung bei der Lichtwachstumsreaktion.

VI. Es wurde von Buder neuerdings bewiesen, dass durch Aenderung der Lichtbrechung in einem Medium aus Paraffin-öl auch die Krümmungsrichtung umgekehrt wird,

gerade wie meine Theorie des Phototropismus dies fordert. Aber man muss darauf achten, dass hiermit wohl zu Gunsten meiner Theorie die Auffassung der Lichtrichtungs-Perzeption widerlegt wird, nicht aber der Prinzip der Perzeption eines Intensitätsunterschieds. Die Argumente für meine Theorie können nicht aus der Lichtbrechung *allein* gefunden werden, denn diese können auch zum Prinzip der Lichtunterschiedsperzeption verwendet werden, — aber nur in der Wachstumsreaktion in Zusammenhang mit dieser Lichtverteilung.

VII. Die Hypokotylen von *Helianthus globosus* zeigen im Gegensatz zu *Phycomyces* eine negative Lichtwachstumsreaktion, aber ebenfalls positive Krümmungen. Und dennoch war auch hier der positive Phototropismus völlig aus der Lichtwachstumsreaktion zu erklären, obwohl in ganz anderer Weise als bei *Phycomyces*. Denn, während die Wachstumsreaktion die Umgekehrte war von der bei *Phycomyces,* so war auch die Lichtverteilung hier umgekehrt. Die stärkste Intensität, welche bei *Phycomyces* an der Hintenwand liegt, wird bei *Helianthus* in der Vorderhelft gefunden, so dass auch hier — obwohl durch andere Ursachen — positiver Phototropismus auftreten muss. Dies ist also der Fall, wobei die Meinung De Candolles völlig zutrifft.

VIII. Wenn man die Intensitäten der Vorder- und Hintenseite bei *Helianthus* vergleicht und aus der Lichtwachstumsreaktion berechnet, wie viel die eine Seite in einer gewissen einseitigen Belichtung weniger wachsen wird als die andere, so findet man daraus einen Krümmungswinkel, welcher mit dem experimen tellaufgefundenen recht gut stimmt (s.L.u.W.II).

XI. Bei den Wurzeln von *Lepidium sativum* konnte ich kaum eine sehr schwache Lichtwachstumsreaktion, und unter den nähmlichen Bedingungen in einseitiger Belichtung gar kein Phototropismus feststellen. Wo bei den Wurzeln von *Raphanus* und *Avena* die Lichtwachstumsreaktion völlig fehlt, fehlt unter diesen Bedingungen ebenfalls der Phototropismus. Wo aber bei *Sinapis*-Wurzeln der negative Phototropismus, besonders in höheren Intensitäten deutlich auftritt, da wurde

auch die Lichtwachstumsreaktion aufgefunden. Diese weist eine Verringerung auf und führt dennoch zu negativen Krümmungen. Das rührt daher, dass in der dünnen Wurzelspitze das Licht durch die teils zilindrische, teils paraboloïde Form in der Hintenhälfte die stärkste Intensität hervorruft. Die Krümmung entsteht in jener Zone, wo dieser Intensitätsunterschied auftritt, nicht aber im weiteren Teil der wachsenden Zone, wo die Form der Spitze keinen Einfluss mehr hat.

Das Weiterrücken der Krümmungsstelle wird von dem Wachstum des spitzenwärts geliegenen Wurzelteiles bedingt. Sie ist hier also nur scheinbar.

X. Wenn man den äussersten m.M. der Wurzelspitze vor dem direkten Lichteinfall schützt, also die Lichtbrechung durch diese äusserste Spitze ausschliesst, so hört der negative Phototropismus auf, und es treten zum Teil keine, zum Teil wenige bald positive bald negative Krümmungen auf.

Wenn man die Wurzeln in Oel taucht, dessen Brechbarkeit ungefähr gleich der der Spitze ist, so werden in starker Intensität bei den meisten Keimlingen die negativen Krümmungen der Spitzenzone aufgehoben, und tritt an der sonst nicht krümmenden Zone meistens positiver Phototropismus auf.

In allen Fällen, wo ich seit 1914 die Lichtwachstumsreaktion bestimmte und die Lichtverteilung im Organ in Betracht zog, haben diese beiden Faktoren die phototropischen Erscheinungen völlig bis in Einzelheiten erklärt. Es zeigte sich jedesmal, *dass der Verlauf der phototropischen Krümmungen aus den Lichtwachstumsreaktionen bei einer bestimmten ungleichseitigen Lichtverteilung notwendig so folgen muss.* Damit sind wir am Ende des Problems des Phototropismus angelangt. Die Lichtwachstumsreaktion ist jetzt von Keinem mehr zu leugnen. Ebenso wenig, dass sie auch bei einseitiger Bestrahlung auftritt. Wo aber bei einseitiger Bestrahlung lokal ungleiche Intensitäten auftreten, wird die Lichtwachstumsreaktion lokal ungleich, und muss eine Krümmung auftreten, was allerdings auch der Fall ist.

Will dann jetzt noch einer neben dieser Reizreaktion des Wachstums auch noch eine spezifische phototropische Erregung annehmen, welche sich des Wachstums bedient

um sich zur Lichtrichtung zu orientieren? Das ist ja durchaus überflüssig, unbewiesen und unfruchtbar.

Ich will jetzt noch einmal überlegen auf welchen Grunden man sich vielleicht noch an der bis jetzt üblichen Auffassung des Phototropismus festhalten wird. Da haben wir an erster Stelle die Bemühungen, welche NOACK (1914) und neuerdings HEILBRONN (1917) gemacht haben um die Perzeption der Lichtrichtung statt des Intensitätsunterschieds zu beweisen. Dass die Beweise NOACKS auf Fehlern beruhen, habe ich schon in 1914 ausführlich gezeigt. HEILBRONN hat eine vorläufige Mitteilung gegeben in den Ber. d. D. Bot. Ges. und er meint durch gewisse Versuche bewiesen zu haben „dass bei gleichem Lichtgenuss der Oberflächen antagonistischer Seiten *die* Richtung als Angriffsrichtung des Lichtreizes perzipiert wird, in welche die meisten Lichtstrahlen das lichtempfindliche Gewebe durchsetzen. Nicht Unterschiede im Lichtgenuss antagonistischer Flanken, sondern die Menge gleichgerichteter Strahlen in der Zelle scheint den Ausschlag zu geben." Mit Recht sagt HEILBRONN „bei gleichem Lichtgenuss der *Oberflächen*". Aber es kommt ja nicht auf die Lichtstärke der *Oberflächen* aber des *Inneren* der Zellen und Geweben an. Und wenn HEILBRONN die *Avena*-Koleoptile einerseits mit diffusem andererseits mit parallelem Licht bestrahlt, sodass die örtliche Intensität an der Vorder- und Hintenoberfläche dieselbe ist, so ist die Belichtung im Innern noch nicht symmetrisch. Denn der Gang der parallelen Strahlung einerseits und der diffusen anderseits ruft gerade im Innern der Zellen (oder der Geweben) Intensitätsunterschiede hervor, weil die parallele Strahlung in viel stärkerem Maasse der Lichtbrechung unterworfen ist als die mehr diffuse Belichtung. Daraus erklärt es sich, dass die Koleoptile, auch wenn dass diffuse Licht sogar an der Oberfläche stärker war als das parallele Licht an der anderen Oberfläche, die Pflanze sich dennoch zum parallelen Licht krümmen kann. Jedenfalls hat HEILBRONN gar nicht erwiesen, dass er durch die antagonistische Bestrahlung mit oberflächlich gleich starkem oder stärkerem *diffusem* Licht den Intensitätsunterschied, welchen die gegenseitige *parallele* Belichtung hervorruft, aufgehoben oder umgekehrt

hat. Die Krümmung beweist nur, dass dies nicht der Fall war, und HEILBRONN hat hiermit gar kein Beweis für die Lichtrichtungsperzeption gegeben. Es ist bei diesen scheinbaren Beweisen der Richtungs-Perzeption immer wieder derselbe Fehler, dass man sich über die Lichtverteilung im Innern nicht klar macht. Das wird ja besonders bei *Avena* nicht leicht sein, aber der Mühe lohnen, wo wir einen halbdurchsichtigen Hohlzilinder haben, grossenteils mit einem anderen Gewebe gefüllt und an der Spitze ungefähr paraboloïd-förmig gekrümmt und hier vielfach hohl.

Auch die weiteren Versuche HEILBRONNS zwingen gar nicht zu der von ihm erwünschten Schlussfolgerung.

Er belichtet Koleoptile zwischen einem weissen und schwarzen Schirm von oben her. Die Keimlingen bleiben gerade. Das beweist nur das die Menge des diffusen vom Papier reflektierten Lichtes im Innern des Gewebes einen viel zu geringen Lichtunterschied im Innern an der gleichseitigen direkten Bestrahlung hinzufügt, um zu einem merklichen Wachstumsunterschied zu führen.

Koleoptile, bei welchen die eine Hälfte mit Tusche in Arabischer Gummilösung schwarz gemacht wurde (wie ändert dieses Eingreifen das Wachstum?), krümmen nach HEILBRONN, von oben her belichtet, nicht; in diffusem „allseitigem" Lichte aber wohl nach der lichten Seite. Wenn man die Hälfte seitlich bestrahlt, so wird die lichte Hälfte mit einer ungemein viel grösseren Lichtmenge bestrahlt als wenn man von oben her auf die Spitze belichtet. Das Ergebnis des Versuches beweist nur, dass bei dieser Belichtung von oben her keingenügender Wachstumsunterschied auftritt um den Keimling unter diesen abnormalen Bedingungen krümmen zu lassen. Man bedenke doch, dass die anscheinend verdunkelte Hälfte keineswegs verdunkelt ist und eine anselnliche Lichtmenge aus der belichteten Hälfte empfängt, nicht nur diffus aber vielleicht auch durch Brechung des Lichtes auf die paraboloïd-förmige Spitze. Wie hier die Sache genau liegt, darauf will ich nicht näher eingehen, aber nur behaupten, dass also auch dieser Versuch bei weitem nicht exakt ist und HEILBRONNS Folgerungen nicht berechtigt.

Ein letzter Versuch HEILBRONNS wurde so angestellt, dass die geschwarzte Hälfte seitlich mit parallelem Licht bestrahlt wird, wobei das Licht durch sehr kleine Risse in

der Tuschebedeckung eindringt. Die Keimlinge krümmen sich dem Licht zu. Das wird keinem wundern, aber HEILBRONN fügt hinzu: „obwohl der absolute Lichtgenuss der ungeschwärzten Hälfte ein ganz beträchtlicher ist." Woher kann dieser Lichtgenuss anders als von dem an der „schwarzen" Seite einfallendem Licht herrühren? Sonst stehen die Keimlinge nicht in einem dunklen, reflex-losen Raum. Vielleicht dass die sehr kurze Beschreibung die Aufstellung dieses Versuches etwas schwierig erkennen lässt.

In keiner Weise hat HEILBRONN den Beweis gebracht, dass die Pflanze die Lichtrichtung perzipiert, denn in keinem Versuch hat er eine parallele Durchstrahlung ohne Intensitätsunterschied erreicht. Hingegen hat der wertvolle Versuch BUDERS gezeigt, dass durch Umkehrung des Intensitätsunterschieds die Krümmungsrichtung ebenfalls umgelegt wird, obwohl die Lichtstrahlen, das eine Mal convergierend, das andere Mal divergierend, in beiden Fällen von vorn nach hinten gerichtet bleiben. Das ist die beste und meist schlagende Widerlegung des Prinzips der Lichtrichtungsperzeption.

Das Resultantengesetz, welches von HAGEM (1911) für den Phototropismus, von BUDER (1917) fur die Phototaxis bewiesen und auch für den Phototropismus diskutiert wurde steht mit meiner Theorie des Phototropismus in vollem Einklang. Es zeigt sogar dass die Krümmung im Allgemeinen recht mechanisch aus dem ungleich starken Wachstumsbestreben resultiert. Dass schon in der Erregung bei der zweiseitigen Belichtung die resultierende Krümmungsrichtung festgelegt („entschieden") würde und darauf durch eine einfache Krümmungsreaktion diese Richtung erreicht würde, wäre nur eine reine überflüssige Hypothese. Wenn wirklich eine spezifische phototropische Lichtunterschiedsperzeption statt fand, konnte man eher erwarten, dass sich die Pflanze nach Perzeption der ungleichen Intensitäten sich zur stärkeren orientieren würde. Ich will aber nicht auf solche Spekulationen, welche mir gerade zuwider sind, eingehen und weise nur darauf hin, dass das Resultantengesetz recht natürlich nach der Lichtwachstumsreaktion zu erwarten ist. Man kann hier — so man will — noch auf recht mannigfaltige Weise die pflanzlichen Organe belichten

und sich mit vielen Belichtungsvariationen beschäftigen und sogenannte Gesetze auffinden. *Wenn man das aber auch jetzt noch weiter ausbreitet und damit weiter fahrt, so wird das Alles allmählich nur Spielerei. Man zwingt die Organe nur auf die mannigfaltigsten Weisen zu ungleichem Wachstum und hat im Grunde nur mit einer wirklich-interessanten Erscheinung zu tun: die Lichtwachstumsreaktion.* Nur in so weit diese ungleiche Belichtungen uns über diese Reaktion weitere Auskunft geben, scheinen sie mir gerechtfertigt. Wo sie aber zu weiteren Spekulationen über den Phototropismus Anlass geben, scheinen sie mir recht unfruchtbar und schädlich, in so weit sie uns von der Vertiefung und Erforschung des reellen Problems des Wachstums fernhalten.

Man wird schliesslich noch auf jene Fälle hinweisen, wo die Krümmung an einer anderen Stelle stattfindet, als die Belichtung (s. Rothert 1896). Wir müssen dabei — wie ich schon in § 19 betont habe — besonders darauf achten, ob wirklich aus den belichteten Teilen kein Licht in den sogenannten dunklen Teil eindringt, denn das ist, wie ich selbst erfuhr, in vielen Fällen nicht auszuschliessen und war unzweifelhaft in manchen Versuchen der Fall. Wo dieser Versuch aber einwandsfrei aufgestellt werden kann und bewiesen würde, dass tatsächlich die Krümmung an einer vom Anfang an vollkommen dunklen Stelle auftritt, so würde auch das nicht im geringsten gegen meine Auffassung streiten. Man wird dann nur festzustellen haben, ob nicht ebenfalls bei gleichseitiger Belichtung an dieser verdunkelten Stelle die Lichtwachstumsreaktion auftritt, und das wird zweifellos der Fall sein, wenn bei einseitiger Belichtung an der nähmlichen dunklen Stelle ein Wachstumunterschied (= Krümmung) entstehen kann.

Man wird dabei noch auf den speziellen Fall von *Setaria* hinweisen, wo die Belichtung des krümmenden Hypokotyls selbst keine Krümmung bewirkt, wohl aber die Belichtung des unmittelbar darüber geliegenen Kotyledons. Mir scheint es am wahrscheinlichsten, dass dies dadurch entsteht, dass die direkte Belichtung der krümmenden Stelle kein genügenden Lichtunterschied in der wachsenden Zone hervorruft, so wie dies an einem grossen Teil der wachsenden Zone der *Sinapis*-Wurzeln ebenfalls auftritt. Wenn aber im un-

mittelbar darüber geliegenen anders gebauten Kotyledons bei einseitiger Bestrahlung wohl ein genügender Lichtunterschied vor und hinten entsteht, so dringt auch in das unmittelbar darunter geliegene Gewebe unzweifelhaft eine Lichtungleichheit (oder eine unmittelbar aus ihr erfolgende photochemische Ungleichheit) ein.

Ich hatte diesen Punkt ruhen lassen können, meinte aber dass es gut war im voraus hierauf zu weisen, da man sonst zu sehr geneigt sein würde in diesen nicht einmal einwandsfreien Versuchen ein Argument für die alte Auffassung des Phototropismus zu sehen. Auch wenn sie zum Teil einwandsfrei sind, so widersprechen sie meiner Theorie nicht.

Es folgt aus diesen Erwägungen immer wieder, dass man den direkten Einfluss des Reizes auf die Wachstumsprozesse und die Verteilung des Lichtes bei der speziellen angewandten Bestrahlungsweise genau berücksichtigen muss. Nur wenn man das nicht oder unvollständig tut, wächst das Beweismaterial für den mystischen Begriff der spezifischen phototropischen Empfindlichkeit und Erregung.

Ich zweifle nicht daran, dass man durch unvollständige Berücksichtigung der Wachstumsreaktion und der Lichtverteilung noch manchmal mit scheinbaren Argumenten gegen die Wachstumstheorie des Phototropismus hervorkommen wird.

Diese Theorie ist im kurzen die folgende:

Die Lichtwachstumsreaktion ist die primäre, der Phototropismus die sekundäre Erscheinung, welche notwendig aus ihr erfolgt, wenn durch örtlich ungleiche Belichtung, örtlich ungleiche Lichtwachstumsreaktionen entstehen.

Wir haben uns mit jenen Vorstellungen der üblichen Auffassung behelfen müssen, so lange wir noch an der Aussenseite des phototropischen Prozesses standen. Da aber, meines Erachtens, dieser Prozess, was dem Phototropismus anbetrifft, jetzt in seine mehr fundamentellen Faktoren zerlegt ist, da ist das spezielle Problem des Phototropismus zum Ende und sind wir zur allgemeinen Frage der Reizphysiologie des Wachstums angelangt.

§ 30. DIE LICHTWACHSTUMSREAKTION ALS ANFANG WEITERER FORSCHUNG.

Man hat wohl gegen diese Lösung des Phototropismus den Einwurf gemacht, sie sei zu einfach um wahr zu sein. Nun ist allerdings die Verwickeltheit überaus kein bessere Gewähr für die Wahrheit. Doch kann ich es mir eindenken, dass man gegen eine so nüchtere Erklärung des Phototropismus, als Lebenserscheinung, nach anderen sogar eine Aeusserung des Sinneslebens der Pflanze, den Einwurf machen will, dass sich das Leben nicht so einfach erklären lässt, und ich kann mir vorstellen, dass Viele schon aus diesem Grunde allein, ohne genauere Untersuchung eine solche Erklärung intuitiv ablehnen. Aber man soll nicht denken, dass ich mit meiner Theorie des Phototropismus meine, tief in das noch unentdeckte Geheimnis des Lebens eingedrungen zu sein. Ich meine nur gezeigt zu haben, wo die Tiefe der Lebenserscheinung nicht liegt und wohin wir uns zur tieferen Erforschung zu wenden haben. Da wir jetzt gerade durch den äusseren Anschein des Phototropismus hindurchgedrungen sind, so schauen wir, dass im Phototropismus selbst kein inhaltsvolles Lebensproblem mehr liegt, aber dass dieses tiefer geliegen ist in der Wachstumserscheinung selbst. Gerade darum habe ich mich von der jetzt eingetretenen Unfruchtbarkeit und Leerheit der speziellen phototropischen Untersuchungen abgewandt und sie durch das Studium des Wachstums ersetzt. Man wird vielleicht fragen, ob ich dann die früheren phototropischen Untersuchungen ebenfalls als wertlos bezeichne. Das ist nun aber im allgemeinen nicht der Fall. Sie haben uns jedenfalls zum Teil das Problem des Phototropismus lösen helfen, zum Teil — wie im Falle des Energiemengegesetzes — haben sie uns fundamentelle Gesetze der Lebenserscheinungen erkennen lassen, wobei die phototropische Krümmung uns ein bequemes Kriterium und genauer Indikator war. In so weit kann der Phototropismus uns vielleicht noch einige Dienste beweisen.

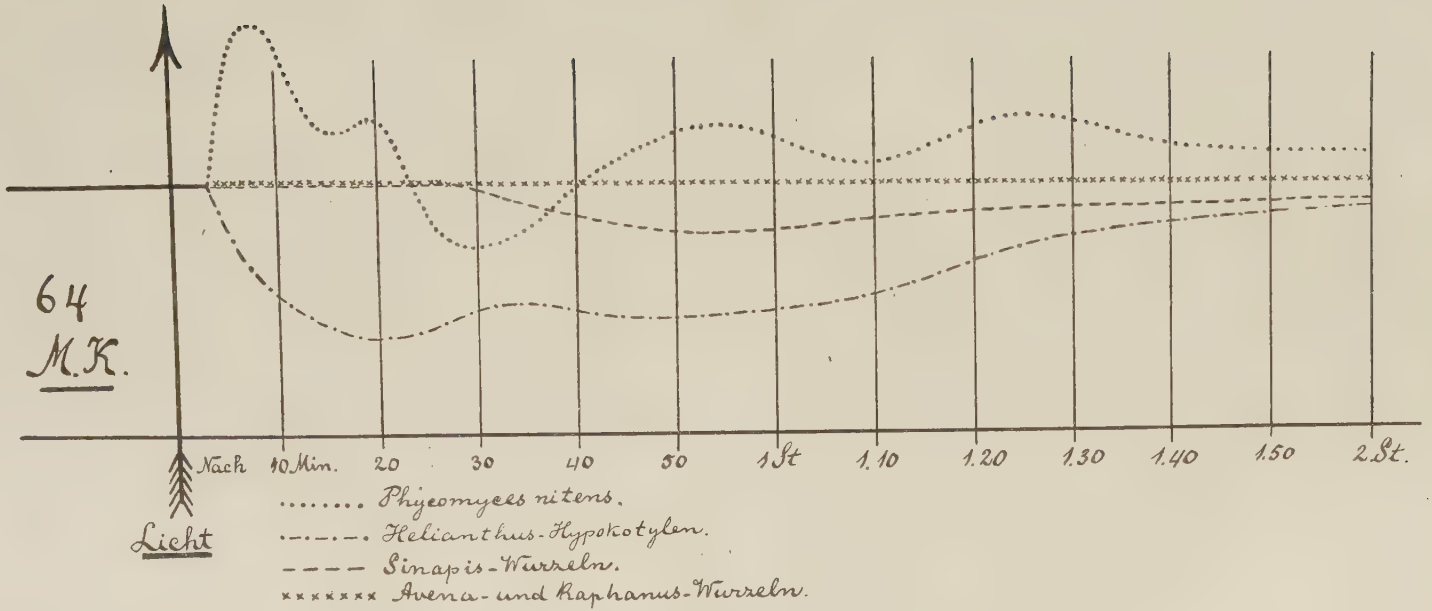


Fig. 15.

Vergleichende Darstellung der Lichtwachstumsreaktion bei *Phycomyces*, *Helianthus*-Hypokotylen, *Sinapis*-, *Avena*- und *Raphanus*-Wurzeln, in 64 M.K. Dauerbelichtung.

Nachdem der Phototropismus in seine Faktoren analysiert ist, können wir das Alte ruhen lassen und uns zum Aufbau neuer Fragen wenden, welche schon aus den gerade festgestellten Wachstumserscheinungen hervortreten.

Wir wollen uns aber erst das Material ansehen, worüber wir seit kurzer Zeit in der Literatur verfügen.

Ausserhalb der Arbeit von Vogt mit *Avena*-Koleoptilen, und den meinigen mit *Phycomyces, Helianthus*-Hypokotylen und den Wurzeln von *Lepidium, Raphanus, Avena* und *Sinapis,* ist noch eine Arbeit von Frl. H. Jacobi (1917) erschienen: „Wachstumsreaktionen von Keimlingen, hervorgerufen durch monochromatisches Licht". Es sei nur beiläufig bemerkt, dass man bei Benützung der Farbenfilter kein echtes monochromatisches Licht erzielt; nur wenn man den schwierigeren und exacteren Weg des Spektrums wählt, darf man behaupten monochromatisch gearbeitet zu haben. Monochromatisch-blau z.B. heisst bei Frl. Jacobi die Strahlung „von 480 μ an"! Was der Versuchsordnung anbetrifft, so wird erwähnt, dass die Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse (letztere mit einem Thermograph aufgezeichnet) „ziemlich konstante" waren. Ob das bei genauen Messungen hinreichend ist, kann man bezweifeln. Auch wurden die Versuche bei „schwachem Licht (10 M.K. in 3 M. Distanz)" makroskopisch angestellt. Dass derartige Belichtungen merkliche Lichtwachstumsreaktionen hervorrufen können, habe ich schon genügend angezeigt. Warum wurde hier kein schwaches rotes Licht verwendet? Jetzt wurden die Pflanzen jede 24 Stunden also mit 1 M.K. während der Messung belichtet.

Gegen diesen makroskopischen Messungen habe ich schon früher gewisse Einwände gemacht. Sie haben den Vorteil, dass sie während viel längerer Zeit fortgesetzt werden können und dafür können sie wertvoll sein. Man muss aber bedenken, dass sie die interessantesten Einzelheiten des Reaktionsverlaufes ganz verhüllen und für das Wachstum in den ersten 24 Stunden eine mittlere Zahl aufliefern, woraus man nahezu nichts ableiten kann. Darum kann ich sie zur Vergleichung mit den mikroskopischen Beobachtungen schwerlich heranziehen, obwohl sie für den weiteren Verlauf während mehrerer Tage nach kräftigen Belichtungen oder bei Dauer-

licht gewiss interessante Tatsachen aufliefern können. Besonders das lange Anhalten der Wachstumsschwankungen nach den Belichtungen, also der lange fortgesetzte wellenartige Verlauf des Wachstums, steht mit den Befunden bei mikroskopischen Beobachtungen in Einklang. Uebrigens haben diese groben Beobachtungen jede 24 St. wenig Wert für den Verlauf der Reaktion. Wenn z.B. Frl. Jacobi sagt (S. 118) „dauert die Belichtung länger, zum Beispiel 1 Stunde, so zeigt sich die Beschleunigung bei den grün belichteten Pflanzen *schon am zweiten Tage,* bei den blau belichteten *erst am sechsten Tage,*" so erweckt dies eine unrichtige Vorstellung der Reaktion. Dass sich die Beschleunigung erst am zweiten und sechsten Tage zeigt, davon trägt nur die Messungsweise jede 24 St. Schuld. Beschleunigung wird gewiss wohl viel früher anfangen und sich manchmal in den ersten 24 Stunden wiederholt haben. Die Ergebnisse von Frl. Jacobi sagen nur aus, dass — wie in dem genannten Beispiel — die Summe der Verringerungen jene der Beschleunigungen bis zum zweiten, resp. sechsten Tage übertrifft.

Weiter hat die Vergleichung des grünen und blauen Lichtes absolut keinen Wert. Die einzige Angabe über die Energie dieser beiden Belichtungen ist (S. 114) dies, dass durch die Filter aus der verwendeten Bogenlampe 11.25-mal so starkes rotes, 64-mal so starkes grünes und 100-mal so starkes blaues Licht durchgelassen wird als aus 25 M.K. einer Osramlampe. Da Frl. Jacobi aber das Energieverhältnis des roten, grünen und blauen Bezirks einer Osramlampe nicht in Betracht zieht, ist ihre Vergleichung des roten, grünen und blauen Lichtes vollkommen wertlos. Jetzt hat Frl. Jacobi mit der ganzen Vergleichung des roten, blauen und grünen „monochromatischen" Lichtes nichts mehr erreicht als bei der Anwendung verschiedener Intensitäten. Hatte sie diese Farben selbst vergleichen wollen, so hätte sie durch in Betrachtziehung der spektralen Energieverteilung der Osramlampe, die Belichtung mit rot, grün und blau so einrichten müssen, dass die Energie-intensität (und somit bei gleichem Belichtungsdauer die Energiemenge) gleich war. Dann hatte das Resultat eine spezielle Vergleichung von Rot, Grün und Blau aufgeliefert. Jetzt nicht. Obwohl schon im 1909 diese Sache bei der Anwendung des Spektrums ausführlich von mir aus einander gesetzt ist, so scheint man in dieser

Hinsicht noch immer die grössten Fehler zu machen. Für die Methode s. weiter Blaauw (1909) und H. Sierp (1918), und S. 202 dieser Arbeit.

Frl. Jacobi hat weiter Auxanometerversuche angestellt. Darin finden wir den Zuwachs pro Stunde nach verschiedener Belichtung registiert. Das kann jedenfalls ein genaueres Bild des Wachstumsverlaufs geben. Doch geben auch hier die noch grossen Intervalle von 1 Stunde zu unrichtigen Schlüssen Anlass, z.B. wo Frl. Jacobi (S. 121) sagt: „Ob gleich nach Einwirkung des Lichtreizes Beschleunigung oder Verzögerung auftritt, ist von der Dosierung des Reizes abhängig." Aber dieses „gleich nach Einwirkung" hat Frl. Jacobi nicht festgestellt. Bei mikroskopischer Beobachtung würde sie gefunden haben, dass gleich nach der Belichtung das Wachstum entweder immer eine Verzögerung oder immer eine Beschleunigung aufweist. Ihr Befund trifft nur für das Gesammteffekt einer Stunde zu, aber führt dadurch leicht zu unrichtigen Schlüssen.

Als man sich nun aber auf Tabel III die Auxanometeraufschreibungen ansieht, so müssen wir da im Laufe vieler Tage nach der Belichtung die Verdichtungen und Auflockerungen der Spiralen, also Verlangsamung und Beschleunigung des Wachstums aufmerken. Erstens kann man das Effekt der Belichtung in den ersten Stunden nach der Belichtung nicht wohl beurteilen, weil die Abbildungen keine Aufschreibungen *vor* der Belichtung geben! Weiter wunderte es mich, dass eine Belichtung mit $1^1/_4$ M.K. während 3 Min. also mit 225 M.K.S., am dritten Tage (nach 50 Stunden) eine stundenlange Verzögerung des Wachstums bewirken sollte. Das schien mir nach den Erfahrungen bei der empfindlichen *Phycomyces* und bei *Helianthus* wohl recht zweifelhaft. Ich habe darauf die ebenfalls registrierte Kontrolle der *Dunkelpflanzen* ausgemessen und finde dass der Zuwachs der Keimlinge in aufeinanderfolgenden Stunden z.B. folgende Verhältnisse zeigt:

Taf. I: 23—20—11—21—19—36—20—15—18—21—23—24—26—
" 19—19—u.s.w.!

Taf. III:

(Am zweiten Tage): 18—26—25—24—19—15—19—20—34—18—19 u.s.w.!

(Am dritten Tage): 18—21—22—17—15—27—17—20—22!

(Am fünften Tage): 17—14—9—12—17—14!

Das sind die unter konstanten Bedingungen wachsenden Keimpflanzen, welche Frl. Jacobi mit ihren Versuchspflanzen vergleicht. Man kann hieraus ersehen, welchen Wert man diesen Untersuchungen beizulegen hat. Denn ich erkläre bei den zahllosen Messungen, welche ich unter sehr konstanten Bedingungen ausgeführt habe, niemals derartige Schwankungen bei der Pflanze in aufeinander folgenden Stunden beobachtet zu haben. Sie waren dann gerade schwierige Objekte um eine wirkliche Reaktion festzustellen. Der wunderliche Wachstumsverlauf der Dunkelpflanzen beweist, dass die Pflanzen entweder unter stark schwankenden Einflüssen standen, oder dass der Auxanometer oder der Registrierapparat ungeheure Fehler gehabt hat.

Ich würde nach dieser Erfahrung nicht so ausführlich bei dieser Arbeit verweilt haben, wenn es nicht so sehr erwünscht war Kritik zu üben an Arbeiten, welche in die wissenschaftliche Literatur aufgenommen werden.

Es hat H. Sierp (1918) einen Teil seiner Versuche bekannt gemacht, wobei er den Einfluss verschiedener Intensitäten bei Dauerbelichtung an verschiedenen Zeiten der grossen Wachstumsperiode feststellt. Er macht seine Resultate in dentlichen Abbildungen klar, und zeigt, wie nicht nur die Wachstumsgeschwindigkeit, sondern auch die Wachstumsperiode stark abgeändert wird. Seine Beobachtungen finden leider nur jede 12 Stunden statt. Dadurch tritt aus seinen Versuchen mehr die Abänderung der Wachstumsperiode als die Lichtwachstumsreaktion hervor. Dass er aber diese Abänderung der Wachstumsperiode — welche auch von Vogt angezeigt wurde, — weiter begründet, ist interessant. Sierp kommt schliesslich zu einer Meinungsverschiedenheit mit Vogt. Wo Vogt gleich wie Sierp bei schwacher Dauerbelichtung eine recht anhaltende Förderung des Wachstums beobachtet, sieht er in dieser Förderung eine Folge der Lichtwachstumsreaktion; Sierp aber glaubt „dass diese einzig und allein auf das Konto der in der Pflanze steckenden und durch äussere Bedingungen in ganz bestimmter Weise abänderbaren Wachstumsweise, die wir grosse Periode nennen, zu schieben ist." Da wir nun am Anfang eines neuen Forschungsgebietes stehen, da möchte ich die Hoffnung aussprechen, dass wir dieses Gebiet

methodisch ausforschen und besonders im Anfang Verwirrung vermeiden. Die Dauerbelichtung und besonders die Zuwachsbestimmungen mit grossen Intervallen geben Resultate, welche die Analyse der Erscheinung erschweren, weil alle feineren Details der Reaktion Einem entgehen. Ob — wie in diesem Falle — die anhaltende fördernde Wirkung schwächer Intensitäten zur Lichtwachstumsreaktion gehört oder nicht, kann man nur feststellen, wenn man den Verlauf dieser Reizreaktion vom Anfang an mit kurzen Intervallen beobachtet. Man wird dann wahrnehmen, dass zufolge der Dauerwirkung des Lichtes die anfängliche wellenförmige Reizreaktion immer ruhiger wird und sich einem gewissen Wachstumswert nähert, welche von der Intensität abhängig ist. Das ist die allgemeine Erscheinung der Anpassung, welche bei andauernder Reizung auf den stärken Reaktionsanfang folgt. Auf diese Weise finden SIERP und VOGT eine lange andauernde Förderung des Wachstums bei *Avena,* und habe ich bei *Phycomyces* in dieser Arbeit und bei *Helianthus*-Hypokotylen (1915, welche Arbeit SIERP aber nicht erwähnt) derartige fördernden oder hemmenden Wirkungen zufolge der Anpassung gefunden. Dass diese Anpassung zur Lichtwachstumsreaktion gehört, wird jeder zustimmen der die Reaktion vom Anfang an stundenlang verfolgt hat. Man kann sie auch die Folge der Lichtwachstumsreaktion nennen, aber das bleibt gerade dasselbe. Ich glaube SIERP wird hiermit auch einverstanden sein können, wenn ich dann weiter das Folgende hinzufüge. Die Pflanze zeigt also auf die Belichtung eine Wachstumsreaktion, und passt sich darauf bei Danerbelichtung einem ziemlich konstanten Wert an, welche je nach dem Versuchsobjekt und der angewandten Intensität, eine Förderung oder eine Verringerung sein kann. Ausserdem sehen wir aber (wie VOGT und SIERP zeigten), dass die Wachstumsperiode des *Avena*-Koleoptils dabei abgekürzt wird, und um so mehr je stärker die Intensität ist. Dadurch können wir die Anpassung, oder besser das „Angepasst-sein", in den schwächeren Intensitäten längere Zeit verfolgen; in den stärksten Intensitäten aber, wo gerade die Anpassung eine viel längere Zeit braucht, hat die Pflanze kaum die Zeit ihre Anpassung, also ihren ruhigen Verlauf zu erreichen, so stark wird hier die Wachstumsperiode verkürzt. Diese

Wachstumsperiode-verkürzung, welche besonders SIERP studiert hat, können wir also nach der Reizreaktion und der Anpassung des Wachstums als eine weitere Folge des Belichtungseinflusses unterscheiden. Ich vermuhte aber, dass sie in so engem Zusammenhang mit der ihr vorangehenden Lichtwachstumsreaktion steht, dass wir hier nicht an zwei verschiedenen *nebeneinander* herlaufenden Wirkungen des Lichtes denken müssen.

SIERP drückt sich etwas vorsichtiger aus, wo er bald darauf (S. 19) vorschlägt die Lichtwachstumsreaktion die „primäre" Wirkung und die Periode-verkürzung die „sekundäre" Wirkung des Lichts zu nennen. Dieselbe Vorsicht habe ich gerade bei der ersten Publikation der Lichtwachstumsreaktion in dem Ausdruck „the *primary* photo-growth-reaktion" beachtet (s. BLAAUW 1913).

Die Tatsache dass die Lichtintensitäten bei *Avena*-Koleoptilen den Zuwachs fördern in den ersten Stunden, aber in den späteren Stunden oder Tagen um so früher und stärker den Wachstumswert herabdrücken je höher die Intensität ist, erinnert auffallend an die von Miss MATTHAEI und Fr. DARWIN (und späteren Forschern) studierte Wirkung höherer Temperaturen. Aus den Zahlen SIERPS kann man die Kurven so konstruieren, dass sie eine weitgehende Aenlichkeit haben mit den Kurven DARWINS für die Kohlensäure-Assimilation bei höheren Temperaturen. Darauf hoffe ich später zurückzukommen.

Im Interesse der weiteren Forschung und zur Vermeidung theoretischer Verwirrung möchte ich noch einmal auf die genaue Verfolgung des Wachstumsverlaufs vom Anfang an andringen und möchte dafür warnen zu bald auf verschiedene spezifische Lichtwirkungen zu schliessen.

Wie schon früher gesagt, ist eine Vergleichung der Resultate VOGTS mit den meinigen fast nicht möglich wegen der verschiedenen Versuchsanordnung. Erstens wegen der dauernd brennenden roten Beobachtungslampe, welche VOGT anwendete „da ich mir sagte, dass ein solcher intermittierender Lichtreiz von stärkerem Einfluss auf die Gleichmässigkeit des Wachstums sein müsse als ein konstant einwirkender". Das ist aber nicht richtig. Wenn man sehr schwach wirkendes rotes Licht bei *Avena* verwendet, so ruft

gerade erst eine lange andauernde Belichtung einen merklichen Einfluss hervor. Und wo man ein sehr schwaches, rotes Licht wenige Sekunden brennt und darauf fast drei Minuten ausschaltet, so wird ein solches intermittierendes Beobachtungslicht einen viel geringeren, vielfach überhaupt keinen Einfluss auf die Wachstumsmessung haben. Wo Vogt vorsichtigkeitshalber nur von einem stärkeren Einfluss auf die *Gleichmässigkeit* des Wachstums redet, da muss ich bemerken, dass sich diese Gleichmässigkeit im kontinuen roten Licht nur durch Anpassung erreichen lässt. Obwohl die Belichtung schwach war, so hat doch diese Anpassung an einen wenn auch geringen konstanten Energiezufuhr ihren Einfluss auf das Effekt der Versuchsbelichtung, besonders bei den schwächeren Reizungen. S.250 beweist Vogt, dass das rote Licht fördernd auf das Wachstum gewirkt hat.

Dass dasselbe rote Licht einseitig phototropisch unwirksam ist, wie Vogt hinzufügt, kann z.B. daher rühren, dass ein so schwaches rotes Licht wegen seiner schwachen Brechbarkeit kein genügenden Lichtunterschied hervorruft um eine merkliche Wachstumsungleichkeit zu bewirken.

Dass Vogt bei einem so empfindlichen Objekt wie das Avena-Koleoptil die Wachstumsreaktion erst bei 3000 M.K.S. feststellen konnte, erklärt sich aus den folgenden Gründen, welche bei der Beurteilung der Ergebnisse und bei der Vergleichung mit anderen Versuchen mit Sorgfalt berücksichtigt werden müssen:

1°. Bei einer Belichtung von oben her empfängt diese Keimpflanze 20—25-mal weniger Licht als bei Belichtung von *einer* Seite.

2°. Bei einer Belichtung in die Längsrichtung der wachsenden Längswänden wird ausserdem das Licht wahrscheinlich viel weniger in Beziehung zur Lichtwachstumsreaktion ausgenützt werden als bei einer Belichtung senkrecht auf diese streckenden Wände. Man kann aber das Verhältnis hier nicht leicht feststellen und kein einfaches Zahlenverhältnis erwarten, da wir hier nicht einfach zu tun haben mit dem Winkel, welchen die auswendigen Strahlen mit den wachsenden Längswänden machen, aber auch mit der Lichtbrechung und der Zerstreuung des verschieden gerichteten Lichtes im Organ.

3°. Die Versuchspflanzen Vogts waren, weil sie schon

einem geringen konstanten Lichtzufuhr angepasst waren, weniger empfindlich als Pflanzen im Dunkelgleichgewicht.

4°. Das Feststellen einer schwachen Reaktion ist ausserdem in Vogts Versuchen sehr schwierig, da die Zahlen vielfach sehr inkonstant sind (vielleicht durch die Nutation); z.B. S. 210 no. 6, wo das Wachstum innerhalb einer Stunde sogar von 30—64 μ pro Min. schwankt!

Wenn Vogt also S. 214 darauf hinweist, dass er überhaupt keine Lichtwachstumsreaktion mehr wahrnimmt in Lichtmengen „durch die bekanntlich phototropische Krümmungen schon induziert werden", so ist dies nur seiner Versuchsanordnung zuzuschreiben und zeigt sich wie kritiklos derartige Vergleichungen dahingeschrieben werden.

Ergiebt sich schon hieraus, dass diese Versuchsanordnung zum Studium der Lichtwachstumsreaktion nicht zu empfehlen ist, so leuchtet das weiter noch aus dem Folgenden hervor. Wenn man von oben her belichtet, so reagieren die höchst geliegenen Zellen der wachsenden Zone auf einen ungemein viel stärkeren Reiz als die unteren Zellen. Dadurch liefert diese Wachstumsmessung eine recht täuschende Resultante der verschiedenen Stufen der wachsenden Zone auf. Für die theoretische Beurteilung der Lichtwachstums-reaktion vielzelliger Organe ist es sehr erwünscht dies zu vermeiden, da man — auch bei gleichmässiger seitlicher Belichtung — schon bei einer Etage in gewissen Maasse mit einer Reaktionsresultante der Gewebezellen dieser Stufe zu tun hat. Wenn man aber die Lichtwachstumsreaktion der wachsenden Zone (als Gesammtbild) ins Auge fassen will, so muss man nicht die einzelnen Stufen dieser Zone mit ganz verschiedenen Intensitäten durchstrahlen, was tatsächlich bei einer Belichtung von oben her der Fall ist.

Wir haben im Obigen etwas ausführlich bei den genannten Arbeiten verweilt, da wir am Anfang eines neuen Forschungsgebietes stehen, und es für die weitere Entwicklung dieser Forschung notwendig ist besonders die Methode der Versuchsanordnung kritisch zu prüfen. Denn man begegnet in der Literatur bei den Belichtungsversuchen, entweder in der Versuchsanordnung oder in der Beurteilung der inneren Lichtverhältnisse im Organ, noch immer beträchtliche Fehler. Diese schon bei einer einfachen kritischen Ueberlegung

festzustellen Fehler müssen unbedingt beseitigt werden, weil wir bei unsrer Forschung des Zelllebens zufolge der unvollkommenen Methode und unsrer mangelhaften Kenntnis unvermeidlich schon manche Fehler machen.

Ich möchte jetzt auf das Interessanteste hinweisen, dass uns die neue Kenntnis der Lichtwachstumsreaktion schon bietet. Ich habe in dieser und in vorigen Arbeiten die Lichtwachstumsreaktion bei verschiedener Lichtmenge und verschieden starker Dauerbelichtung bei *Phycomyces, Helianthus*-Hypokotylen, *Sinapis-, Lepidium-, Raphanus-* und *Avena*-Wurzeln untersucht und in Kurven dargestellt. Auf diese Weise werden die Resultate wenigstens so einfach und schnell möglich angedeutet. Bloss mit diesen Kurven können wir aber in der Zukunft nicht zufrieden sein. Sie sind nur die Abspiegelung des tieferen Lebensgeschehens, nur die Oberfläche der Lichtwachstumsreaktion, nicht ihre volle Inhalt.

Aber sie weisen schon auf diesen reichen Inhalt hin. Gleich wie der Phototropismus nach seiner Analyse in einfachere Faktoren nur eine äussere Erscheinung ist, derer physiologischer Inhalt die Lichtwachstumsreaktion ist, so weist auch die Wachstumsverringerung oder -beschleunigung auf noch mehr fundamentelle Lebensreaktionen des Stoffwechsels hin.

Denn was heisst es, dass die *Phycomyces*-Zelle mit einer Wachstumsbeschleunigung auf das Licht reagiert, das *Helianthus*-Hypokotyl aber mit einer Verringerung? Worin steckt dieser Gegensatz? Und nicht weniger interessant ist weiter die Frage, warum wieder die Wurzeln so unempfindlich für die Belichtung sind, dass sie bald sehr schwach, bald überhaupt nicht reagieren. Was fehlt hier der Wurzel, dass sie nicht reagiert auf denselben Lichtreiz, welche im Stengel eine starke Reaktion hervorruft? Wenn man auch hier an eine Beziehung zum ähnlichen Unterschied von Wurzel und Stengel bei der Assimilation denkt, so bleibt die merkwürdige Tatsache, dass die Pilzzelle nicht nur nicht, sondern sogar umgekehrt reagiert wie der Stengel (wenigstens wie das *Helianthus*-Hypokotyl).

Ich will mich hier nicht in eine Spekulation über die möglichen tieferen Ursachen vertiefen, aber möchte nur

hervorheben, dass es viel fruchtbarer sein wird und überaus wichtig ist vor Allem bei sehr vielen Organen diese primären Lichtwachstumsreaktionen festzustellen. Gerade da es sich bei den wenigen Organen, welche ich selbst bis jetzt habe untersuchen können, herausgestellt hat, dass sie recht verschiedene Lichtwachstumsreaktionen ausführen, da ist eine reichliche Ansammlung dieses Beobachtungsmaterials nicht nur für die Kenntnis des Wachstums selbst, aber besonders auch für die Erforschung der zum Wachstum führenden Grundreaktionen des Stoffwechsels von grosser Bedeutung. *Die vergleichende Untersuchung der Lichtwachstumsreaktion ganz verschiedener Pflanzenorgane wird uns über den Zustand der inneren Zellverhältnisse in wichtiger Weise orientieren,* und vielleicht unerwartete Aussichten öffnen können.

Wenn man sich die schon gesammelten Tatsachen ansieht, so fragt sich weiter, was die Reaktionszeit bei der Lichtwachstumsreaktion bedeutet. Warum kann man diese bei *Phycomyces* und den *Helianthus*-Hypokotylen durch keine Belichtung kürzer machen als 3 Minuten (d. h. $2^1/_2$—$3^1/_2$ Min.)? Warum aber tritt die Reaktion bei den *Sinapis*-Wurzeln auch in 500 M.K. so spät ein und ist die Reaktionszeit bei weitem nicht so genau festzustellen als bei den empfindlichen Organen in sehr schwacher Belichtung? Vogt hat an der von mir festgestellte minimale Reaktionszeit von 3 Min. bei *Phycomyces* einigermassen gezweifelt. Er dachte, dass vielleicht das Intervall von 2 oder 3 Minuten zwischen meinen Beobachtungen noch zu lang war. Obwohl es recht unwahrscheinlich war, dass innerhalb 2 oder 3 Minuten unbemerkt eine Ab-und Ansteigung, welche einander aufheben, hätte stattfinden können, so habe ich in dieser Arbeit bei einigen Versuchen jede Minute den Zuwachs beobachtet (s. § 18). Von einer innerhalb $2^1/_2$ Min. eintretenden Reaktion aber nicht die geringste Spur. Wie ich schon früher in § 10 angeführt habe, ist die in sehr starken Belichtungen bisweilen bei *Phycomyces* innerhalb 3 Min. beobachtete Wachstumsverringerung nicht der Lichtreaktion, aber wahrscheinlich einem geringen Wärme-einfluss zuzuschreiben. Wie in § 2 Fig. 2 beobachtet wurde, kann durch einen plötzlichen sehr geringen Wärme-einfluss unmittelbar eine Wachstumsverringerung entstehen, welche bald in eine Wachstums-

vermehrung übergeht. Wo Vogt die Temperatur bei weitem nicht so konstant hatte, als ich es in dem Oelthermostat herstellen konnte, da kann bei so starken Belichtungen der Wärme-einfluss nicht vollkommen ausgeschaltet sein. So findet Vogt auch (S. 216) in extremen Intensitäten von 12.000—400.000 M.K., meistens während 15 Min., schon in den ersten drei Minuten eine erhebliche kurzdauernde Wachstumsvergrösserung. Da bei solchen übermässig-starken Belichtungen der Wärme-einfluss mit Vogts Vorrichtungen gewiss nicht auszuschliessen ist, so kann ich diese Wachstumsabänderungen innerhalb 2—3 Min. in Vogts Versuchen bei Anwendung solcher extremen Intensitäten nicht als der Lichtwachstumsreaktion angehörig ansehen. Besonders auch nicht, weil sie sich der Reaktion bei geringeren Lichtreizen nicht in natürlicher Weise anschliesst, wie dies nach meinen Erfahrungen immer der Fall ist.

Vorläufig kann nur mit Bestimmtheit festgestellt werden, dass die Lichtwachstumsreaktion, so weit sie bis jetzt bekannt ist, bei einer Dunkelpflanze eine minimale Reaktionszeit von ± 3 Minuten aufweist. Theoretisch ist dies wichtig, denn da das Licht momentan bei seiner Einwirkung absorbiert (= photochemisch perzipiert) wird, so sehen wir dass die photochemisch hervorgerufene Gleichgewichtszerstörung erst nach wenigstens 3 Min. im Wachstum merklich wird. Die Wachstumsreaktion ist also die bald hervortretende Folge irgend einer vom Licht bewirkten chemischen Gleichgewichtsverschiebung. Mehr können wir vorläufig ohne gewagter Voraussetzung nicht entscheiden. Ob die photochemische Reaktion z.B. die Wasseraufnahme von den wachsenden Stellen und dadurch die Streckung der Zellwand beeinflusst, — oder dass die photochemische Reaktion im fundamentellen Stoffwechselgleichgewicht der Assimilation und Dissimilation begründet ist, wodurch bald die Menge des für die Zellwand produzirten Baumaterials beeinflusst wird, — wir müssen abermals die Entscheidung über derartige Hypothesen ruhen lassen, bis uns ein ausgiebigeres Material zur Verfügung steht.

Zu den auffallenden Eigenschaften der Lichtwachstumsreaktion gehört weiter der kürzere oder längere Verlauf der Reaktion bei verschiedenen Objekten. Woher kommt es, dass die Reaktion bei *Phycomyces* sich immer in einer

viel kürzeren Zeit abspielt als z.B. bei den *Helianthus*-Hypokotylen, wo sie sich auf eine 4—5-mal längere Zeit ausstreckt. Auch das ist eine Frage, welche näher zu beantworten ist. Bei Vermehrung des Beobachtungsmaterial kann sich schon herausstellen, ob dies mit der Ein- und Vielzelligkeit zusammengeht.

Auf die lang- und kurzwelligen Reaktionstypen verschiedener Individuen desselben Versuchsobjekts, habe ich schon ausführlich in § 18 hingewiesen. Es bleibt hier z.B. die Frage, ob dies von den verschiedenen Individuen abhängig ist, oder auch bei denselben Individuum z.B. je nach dem Alter verschiedenartig ausfallen kann. Wie schon gesagt, zeigen die Versuche aber nur ausnahmsweise so deutlich und regelmässig diese extremen Fälle der Kurz- und Langwelligkeit.

Wo ich in diesen Arbeiten über Licht- und Wachstum die Reizphysiologie des Phototropismus analysiert habe, da bleibt uns von der phototropischen Reizreaktion die Lichtwachstumsreaktion als wirklicher Inhalt übrig. Da diese Wachstumsreaktion durch den „Lichtreiz" bewirkt wird, so kann man sie, wenn man will, vorläufig als Reizerscheinung betrachten. Wo eine spezifische phototropische Empfindlichkeit des Protoplasmas ausfällt, da tritt vorläufig an ihre Stelle die Wachstumsempfindlichkeit. Ich sage mit Absicht „vorläufig", denn die weitere Analyse wird später aussagen in welchen tieferen Faktoren diese „Reizerscheimung" des Wachstums und diese „Wachstumsempfindlichkeit" begründet ist. Schliesslich doch führt eine immer weitere Analyse zu der fundamentellen überall anwesenden Empfindlichkeit der physikalischen und chemischen Gleichgewichte. Nur durch die sehr komplizierte Zusammenstellung solcher für manche „Reize" empfindlichen physikalischen und chemischen Gleichgewichte kommen jene höheren Reizerscheinungen zu stande, derer Aufbau für uns vielfach so schwierig zu verstehen und zu analysieren ist.

Der Begriff „phototropische Empfindlichkeit" ist in die physikalischen Faktoren des Organs (die Dicke, die Absorption, die Zerstreuung, die Lichtbrechung des Organs) und in die physiologischen Faktoren des Wachstums (Geschwindigkeit und Empfindlichkeit des Wachstums) zerlegt. Es

ist nun nicht überflüssig, schliesslich noch darauf hinzuweisen, dass durch diese Analyse des Begriffes „phototropische Empfindlichkeit", auch meine Bestimmung der *spektralen* phototropischen Empfindlichkeit (1909) etwas anders aussieht. Sie braucht nähmlich nicht völlig mit einer eventuell zu untersuchen spektralen Wachstumsempfindlichkeit zu stimmen. Denn bei meinen Bestimmungen hat nicht nur der physiologische Faktor der Wachstumsempfindlichkeit eine Rolle gespielt, aber auch der physikalische Faktor der Lichtbrechung im Organ war in den verschiedenen Teilen des Spektrums verschieden. Ob dieser Faktor von grossem Einfluss war, kann nur durch eine genaue Bestimmung der spektralen Wachstumsempfindlichkeit entschieden werden.

Ueber die Art der Perzeption des Lichtes haben wir nach dieser Analyse des Phototropismus natürlich dieselbe Auffassung wie vorher (s. 1909, 1914, 1915). Die Perzeption des Lichtes = die direkte erste Einwirkung des Lichtes, ist bei den Wachstumsreaktionen unzweifelhaft photochemischer Natur. Dafür spricht nicht nur das Energiemengegesetz, sondern alle Aeusserungen der Reaktionsform, woraus bis in Einzelheiten die zwei antagonistischen Reaktionen (oder Reaktionsketten) eines chemischen Gleichgewichts hervortreten. Und damit hat die Theorie der photochemischen Wirkung des Lichtes beim Wachstum, und somit beim Phototropismus, auch eine recht natürliche Grundlage, da der ganze Lebensbetrieb ein kompliziertes System antagonistischer Reaktionsketten, der Assimilations- und Dissimilationsvorgänge, darstellt.

Nachdem ich in diesen Arbeiten ausführlich bewiesen habe, dass bei den phototropischen Organen das Längenwachstum immer durch Belichtung abgeändert wird, so hat man nicht mehr das Recht über den Phototropismus weiter zu theoretisieren oder zu urteilen, wenn man nicht zuvor diese Lichtwachstumsreaktionen seines Versuchsobjekts genau bestimmt und in Betracht zieht.

Ein ausgebreitetes und eingehendes Studium der „Wachstumsempfindlichkeit" und Wachstumsreaktionen wird für die Analyse des ganzen Gebietes der „tropistischen" Reizerscheinungen, für die bessere Kenntnis des Wachstums und schliesslich für die Erforschung der tieferen Stoffwechselverhältnisse des Protoplasmas von der grössten

Bedeutung sein. Wo wir der Natur unsre Fragen nur richtig stellen, da giebt sie (nicht wir) die Antwort, welche uns zu neuen, aber tieferen Fragen anregt. Die Lichtwachstumsreaktion ist eine solche Antwort, wodurch die Natur selbst uns den Weg zur weiteren Forschung zeigt.

Wageningen, 1918.

LITERATUR.

Blaauw, A. H. (1909). Die Perzeption des Lichtes. Rec. d. Trav. bot. neerl., Vol. V.

— (1913). Proc. Kon. Ak. v. Wet. 1914. (Comm. Dec. 1913).

— (1914). Licht u. Wachstum I. Zeitschr. f. Bot. 6.

— (1915). Licht u. Wachstum II. Zeitschr. f. Bot. 7.

Buder, J. (1917). Jahrb. wiss. Bot., Bd. 58.

— (1918). Ber. d. D. B. G., Bd. XXXVI, Heft 3.

De Candolle, (1832). Physiologie Végétale.

Errera, L. (1884). Bot. Ztg. 42.

Hagem, O. (1911). Bergens Uns. Aarbok. No. 3.

Heilbronn, A. (1917). Ber. d. D. B. G., Bd. 35.

Jacobi, H. (1917). K. Akad. d. Wiss. Wien, 94 Bd.

Kny, (1902). Jahrb. wiss. Bot., Bd. 38.

Noack, K. (1914). Zeitschr. f. Bot. 6.

Oltmanns, Fr. (1892) Flora 75.

Pfeffer, W. (1904). Pflanzenphysiologie. 2e Aufl.

Reinke, W. (1876). Bot. Zeit. 34.

Sachs, J. (1882). Vorl. u. Pflanzenphys.

Senn, G. (1908). Gestalts- und Lageveränd. d. pflanz. Chromatophoren.

Sierp, H. (1917). Ber. d. D. B. G., Bd. 35.

— (1918). Biol. Centr.bl. Bd. 38.

Stameroff. (1897). Flora 83.

Vines, S. H. (1878). Arb. Würzburg II.

Vogt, E. (1914). Ber. d. D. B. G. 32.

— (1915). Zeitschr. f. Bot., Bd. 7.

ERKLÄRUNG DER FIGUREN.

Fig. 1*a*. Für den Versuch geeignete Kultur von *Phycomyces nitens*.

Fig. 1*b*. Dieselbe Kultur 24 stunden später. Nat. Gr.

Fig. 2. Kultur von *Phycomyces nitens* mit phototropischen Krümmungen nach 1-stündiger Belichtung. Die Krümmungsstelle ist durch die lange Exposition schon ziemlich weit vom Sporangium entfernt.

Fig. 3. Die Lichtwachstumsreaktion von zwei Sporangienträgern in 64 M.K. genau nach den Beobachtungen.

Fig. 4. Die Lichtwachstumsreaktion von *Phycomyces nitens* bei Dauerbelichtung in 1, 64 und 4000 M.K.

Fig. 5. Häuschen aus schwarzem Papier um den Sporangienträger bei verdunkelter Wachstumszone seitlich zu belichten.
Fig. 6. Wachstum der *Avena*-Wurzel in einer feuchten Kammer.
Fig. 7. Wachstum der *Lepidium*-Wurzel in einer feuchten Kammer.
Fig. 8. Wachstum der *Raphanus*-Wurzel in einer feuchten Kammer.
Fig. 9. *Raphanus*-Wurzeln während 8 Stunden einseitig mit 8 M.K. belichtet.
Fig. 10. Die Lichtwachstumsreaktion der *Sinapis*-Wurzeln in 64 und 500 M.K. Dauerbelichtung.
Fig. 11. Der Krümmungsanfang bei den *Sinapis*-Wurzeln.
Fig. 12. Die negativen Krümmungen der *Sinapis*-Wurzeln nach mehreren Stunden.
Fig. 13. Photogr. Aufnahme der einseitig belichteten Wurzelspitze. 20-Mal vergrössert.
Fig. 14. Die Verteilung des Wachstums, der Wachstumsungleichheit und der Lichtungleichheit an der Wurzelspitze von *Sinapis alba*.
Fig. 15. Vergleichende Darstellung der Lichtwachstumsreaktion in 64 M.K. *Phycomyces nitens*, *Helianthus*-Hypokotylen und *Sinapis-*, *Avena-* und *Raphanus*-Wurzeln.
Fig. 16. *Aufnahme der bei diesen Untersuchungen verwendeten Einrichtung für Wachstumsmessungen bei sehr konstanter Temperatur.*

A. Motor mit Pumpe, welche das Oel zirkulieren lässt. — *B.* Elektrische Erwärmung, welche mit der Pumpe ein- oder ausgeschaltet wird. — *C.C.* Zirkulationsröhren. — *D.* Akkumulatoren, welche den Strom für die beiden Relais lieferten. — *E.* Relais mit dem schwächsten Strom, welcher durch den Quecksilberregulator *(F)* geht. — *H.* Relais mit stärkerem Schwachstrom, welcher durch das Relais *E* in Tätigkeit gesetzt wird und darauf bei K den Starkstrom (für Pumpe und Erwärmung) ausschaltet. — *L.* Fernrohr. — *M.* Beobachtungskasten. — *N.* Rote Beobachtungslampe. — *P.* Beckmann-thermometer.

Wenn also das Quecksilber des 3 M. langen im Oel liegenden Quecksilberregulators (F) in der sehr engen Ansteigröhre den Platinkontakt (*S*) zufolge des angeführten erwärmten Oels erreicht, so wird ein sehr schwacher Strom geschlossen, wodurch das Relais *E* in Tätigkeit gesetzt wird und ein schwacher Strom geschlossen wird, welche durch das Relais *H* geht, wodurch der Hauptstrom für Pumpe und Erwärmung bei *K* ausgeschaltet wird. Und umgekehrt. S. weiter die Beschreibung und Abbildung in Licht u. Wachstum I.

So war die Einrichtung bei 220 Volt Gleichstrom.

Bei 127 Volt Wechselstrom (Wageningen) wurde der Schwachstrom statt von den Akkumulatoren (*D*), von einem Stark-Schwachstromtransformator geliefert, und die *zwei* Relais wurden dabei durch *einen* in Relais umgeänderten Strombegrenzer ersetzt. Dem durch Regulator und Relais gehenden Strom wurde ausserdem ein kleiner Kondensator parallel geschaltet, wodurch der Funke an der Kontaktstelle vermieden wurde.

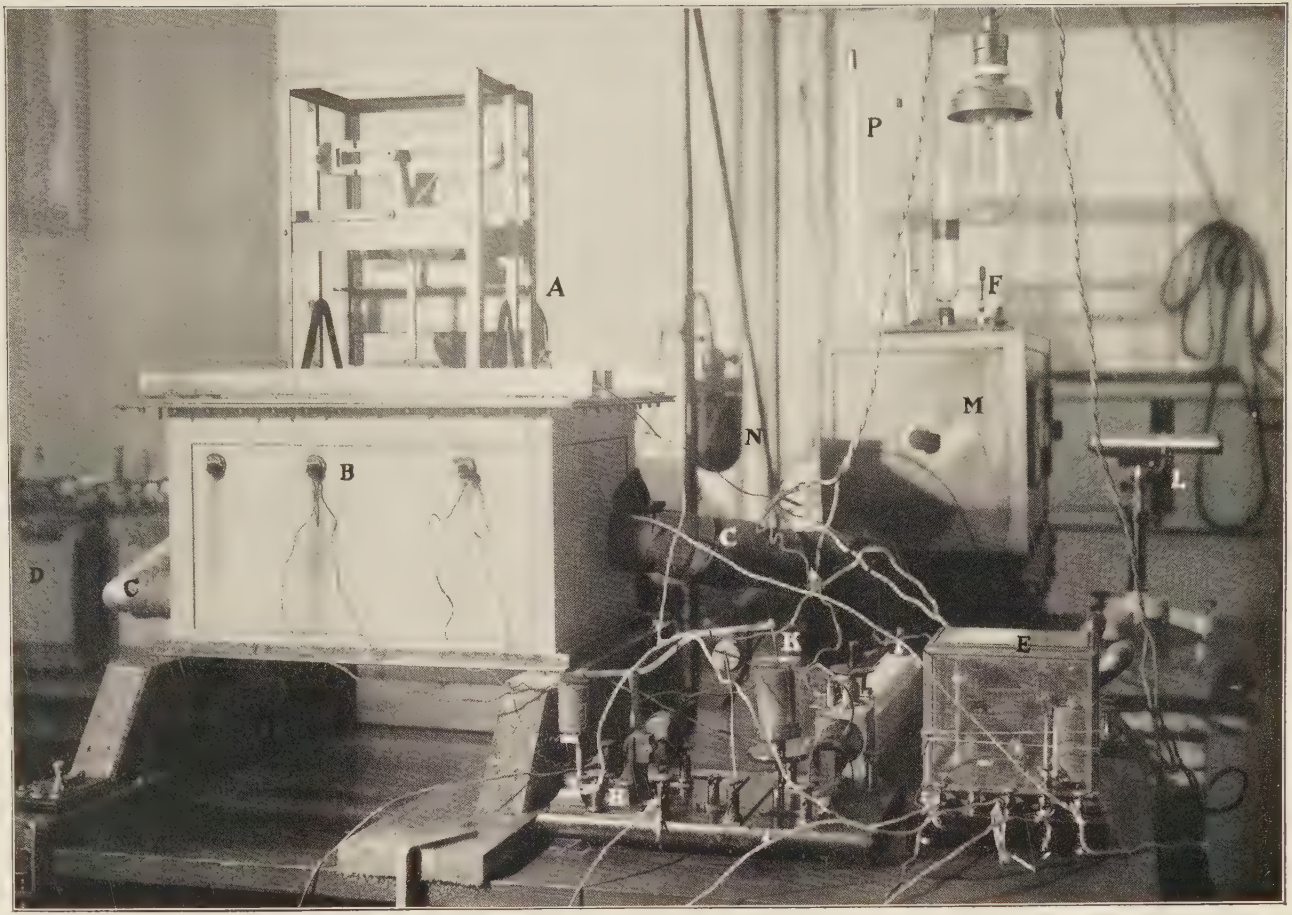


Fig. 16.

LABORATORIUM VOOR PLANTENPHYSIOLOGIE.

BEGINSEL EN STOF TOT ONDERZOEK. *)

DOOR

A. H. BLAAUW.

De Physiologie omvat de leer en het onderzoek van het leven, de leer in zoover ons de levensverschijnselen bekend zijn, het onderzoek in zoover ons het leven verborgen is. Maar al schijnt de omlijning van het arbeidsveld der physiologie uiterlijk heel goed gedefinieerd als men denkt aan de scheiding tusschen de levende en de niet-levende materie, bij een dieper doordringen is die grenslijn niet zoo gemakkelijk te stellen als het lijkt. Want denken wij ons bijv. de ademhaling als een typisch kriterium van het leven, dan worden wij met dezen toetssteen spoedig al heel voorzichtig. Want eenerzijds kan bij levende zaden de ademhaling langen tijd opgeheven worden zonder dat het leven verdwijnt, anderzijds heeft men in doode plantenextracten, door voortgezette enzymwerking de zuurstofopname en koolzuurafscheiding, dus het oxydatieproces zien voortduren. Dat zulke grensgevallen juist voor de beoordeeling van het begrip leven van groot gewicht zijn, zal U duidelijk wezen.

Overigens gaan wij daar thans niet op in, daar wij van een andere zijde het onderzoekingsterrein willen binnentreden. Bij de studie van het leven kan men bij de verschijnselen in het bijzonder den nadruk leggen op het *inwendige* gebeuren, op de levensuitingen als gevolg der inwendige gegevens. Maar men kan ook meer op het gewicht letten van alle *omringende* factoren door uit de reacties van de physiologische functies en de daaruit voortvloeiende vormveranderingen, de afhankelijkheid van het leven ten opzichte der omringende krachten eerst qualitatief, maar als het eenigszins mogelijk is vooral quantitief vast te

*) Inleiding bij lessen en onderzoek in speciale plantenphysiologie.

stellen. Het spreekt van zelf, dat men bij het apprecieeren der beteekenis der inwendige gegevens of der uitwendige factoren niet eenzijdig behoort te wezen en aan beide recht moet laten wedervaren. Daar wij hier in het bijzonder ons hebben bezig te houden met de invloeden der uitwendige omstandigheden, daar wil ik U en mijzelf, nu wij hier op deze telkens den nadruk zullen leggen, waarschuwen aan het karakter der inwendige gegevens niet te kort te doen. Maar gij zult juist gaan inzien, dat wij door de rechte toepassing en waardeering der uitwendige factoren het diepere karakter van dat inwendige beter leeren kennen. Toch zullen wij daarbij ook zien, dat menigmaal strijd bestaat over de vraag, of door een zeker verschijnsel vooral de innerlijke aanleg of uitsluitend de uitwendige factoren aansprakelijk gesteld moeten worden. Deze strijd vinden we vooral op het gebied der periodiciteitsverschijnselen.

De dagelijksche slaapbewegingen der bladen van vele planten zijn U bekend. Brengt men deze onder constante omstandigheden, dan blijven zij nog eenigen tijd hun periodieke bewegingen herhalen. Er bestaat verschil van meening over de vraag, of de innerlijke aanleg of de uitwendige factor de groote rol speelt bij den periodieken terugkeer dezer beweging. Dat de meeste boomen in onze gewesten eene perodiciteit vertoonen, die samenvalt met de periodieke klimaatverwisseling der jaargetijden, doet ons als vanzelf deze uitwendige omstandigheden daarvoor aansprakelijk stellen. Maar wij weten ook, dat sommige boomen overgebracht in een constant tropisch klimaat, of ook daar inheemsche boomen, een soortgelijke periodieke bladvorming en bladafval vertoonen. Dan is het niet zoo evident, dat uitwendige factoren daarvan de oorzaak zijn, zoodat ook omtrent dit punt de onderzoekers een zeer verschillend standpunt innemen.

Een feit is het, dat het inwendig gegevene lang niet vast is en meer te veranderen is dan men gewoonlijk denkt, maar de groote moeilijkheid is, dat men met die veranderingen binnen de elasticiteit der vrij enge levensgrenzen moet blijven. Zeker is het echter, dat alle inwendige processen afhankelijk zijn van de uitwendige omstandigheden. Nu kan men dus de verschijnselen van het leven eerst bestudeeren onder vaste omstandigheden, waardoor de uiterlijke beschrijving van het verschijnsel geleverd wordt.

Maar verder komt men daarna door vervolgens met het experiment te gaan onderzoeken, wat het gevolg is van de variatie der uitwendige omstandigheden. Dat vooral is een wijze om het leven te leeren kennen, want de beschrijving der normale verschijnselen alléén stelt ons daartoe niet voldoende in staat. Juist de wijze, waarop het levensverschijnsel op de uitwendige invloeden reageert, kan ons omtrent den bouw en de karaktertrekken van het leven inlichten. Want de physiologie heeft eerst in hoofdtrekken de belangrijkste levensuitingen zooals assimilatie, ademhaling, groei als verschijnsel moeten beschrijven. Maar in een verder stadium van het physiologisch onderzoek komt de ontleding dier verschijnselen aan de beurt door verschillende factoren te doen inwerken en als het effect dier factoren ons in staat stelt de onderdeelen van het verschijnsel te analyseeren, dan hebben wij deze levensuiting niet uiteengerafeld — zooals den natuuronderzoeker vaak verweten is — maar dan zijn wij juist in staat te begrijpen, hoe dit stuk leven samengesteld is; door het uiterlijk zijn wij een eind weegs doorgedrongen in de fijnere onderdeelen van den innerlijken bouw. Wanneer wij door de uiterlijke manifestatie van de erfelijkheid doordringen tot het verrassend gedrag en de boeiende vormen der Chromosomen of erfelijkheids-dragers, dan worden wij meer doordrongen van de diepere grondslagen van den levensbouw dan zij die deze materieele onderzoekingen schuwen. Maar wanneer wij eens na voldoende onderzoek er aan toe zijn den invloed van physische en chemische factoren op deze erfelijkheidsdragers te kunnen beoordeelen, dan zullen wij door de uiterlijkheid der chromosoom-vormen en -gedragingen weer doordringen tot levensbeginselen, waarvan deze de uitingen zijn.

De juiste beschrijving van het verschijnsel der phototropie, het wenden van plantendeelen naar of van het licht, heeft veel tijd en arbeid gekost. Maar dieper dan de beschrijving dezer functie voert de analyse van het verschijnsel. Want door middel van een uitgebreide reeks van bepalingen omtrent de reactie van de krommingsfunctie op vele verschillende lichtprikkels, en vervolgens van de groeifunctie op verschillende belichtingen, was het mogelijk aan te toonen, dat de uiterlijke functie der phototropie resulteert uit de reactie van den groei en de ongelijke lichtverdeeling in het

orgaan. Is men zoo door het meer uiterlijke en secundaire verschijnsel der phototropie doorgedrongen tot de diepere en meer primaire functie van den groei, dan kunnen wij ook hier weer van zeggen, dat het goed beschrijven van het verschijnsel van den groei en het bestudeeren van haar samenhang met de andere levensverschijnselen reeds een heel stuk werk is. Maar ook op de beschrijving van deze levensfunctie volgt dan verder de analyse om van den ondergrond op de hoogte te geraken. En voor die analyse leenen zich de temperatuur en het licht, want als wij deze op verschillende manier op het groeiproces laten inwerken, dan kunnen wij uit de wijze, waarop die functie reageert, weer velerlei te weten komen omtrent hetgeen ik zou willen noemen de „onderfuncties", dat zijn de verrichtingen, waaruit de groeifunctie resulteert.

Voor ieder, die belang stelt in het levensonderzoek, of er zich mee bezig houdt, is het van belang te begrijpen, dat deze weg van wetenschappelijke analyse niet verarmt, maar rijker maakt, dat voor hem, die de resultaten der natuurwetenschap ten volle durft te aanvaarden, de schijnbaar materieele ontleding juist den geestelijken opbouw brengt.

Het blijkt dan, dat het leven variabel is naar de omstandigheden; de condities bepalen de reactie voor een groot deel. Men zal er op wijzen, dat het leven van eenzelfde soort zich daarbij in vorm en gedrag toch vrijwel op dezelfde wijze blijft voordoen. Ten deele is dat waar — al wijzen we toch op de sterke verschillen van Alpenplanten in het hooggebergte en in de vlakte; van planten in droge en zeer vochtige omgeving, op het verschil in orgaanvorming van sterk belichte en geëtioleerde gewassen. Door sterker variatie der uitwendige factoren zou men veel sterker modificaties der objecten verkrijgen, ware het niet dat wij bij de meeste invloeden binnen zoo nauwe grenzen moeten blijven, opdat het leven niet ontbonden wordt. Het is de moeilijkheid, dat wij binnen die omstandigheden moeten blijven, waarin de plant nog in evenwicht kan geraken, zich nog kan aanpassen aan die gevarieerde omstandigheden.

Dat nu de levensverschijnselen gevoelig zijn voor de uitwendige omstandigheden ligt daaraan, dat alle physische, maar vooral chemische processen, waarin toch het leven gefundeerd is, gevoelig zijn voor die uitwendige invloeden.

Dat het leven binnen bepaalde grenzen zich weer aanpast aan veranderde omstandigheden ligt daaraan, dat ook physisch-chemische reacties zich aanpassen aan veranderde physische intensiteiten en chemische concentraties, m. a. w. de energetische wijzigingen van haar milieu. Kan menig enkelvoudig chemisch proces binnen wijde temperatuurgrenzen versneld of verlangzaamd worden en zich als chemisch evenwicht aan een sterk veranderde temperatuur nog aanpassen, zóó dat het nog dezelfde chemische stof is, zóó dat nog geen ontbinding in andere stoffen plaats grijpt, hoe gecompliceerder de stof is, en hoe meer samengesteld de groep chemische evenwichten is, die te zamen zeker proces uitmaken, des te lichter wordt de bestaanbaarheidsgrens van zulk een groep overschreden. Wel kunnen uitwendige invloeden het gecompliceerd evenwichtsstelsel weer beïnvloeden en reacties versnellen of verlangzamen. Maar slechts binnen zekere grenzen is dit ingewikkelder stelsel in staat zich aan te passen aan wijzigingen van de omgeving; daar boven wordt het als zoodanig gewijzigd of ontbonden. Zoo is ook op dienzelfden grond het ingewikkelde complex van chemische reacties en physische toestanden, die zich als levensverschijnselen uiten, gevoelig voor uitwendige factoren of prikkels, terwijl het zich eveneens in zekere mate aan deze kan aanpassen. Maar nog meer beperkt zijn hier de grenzen, binnen welke men blijven moet om dat ingewikkeld complex in zijn geheel te laten en het leven niet te ontbinden. Deze verschijnselen van gevoeligheid, aanpassingsvermogen en dood of ontbindingsgevaar, zij zijn hier veel gecompliceerder, maar behoeven principieel niet te verschillen van deze zelfde verschijnselen op physisch-chemisch terrein.

De invloed van een bepaalden factor te meten levert reeds groote moeilijkheden op door den eisch alle andere factoren constant te houden en slechts één te varieeren. De bestraling bijv. met zekere lichtintensiteiten geeft vaak groote bezwaren, om tevens ter plaatse van de belichte plant de temperatuur volkomen onveranderd te houden. Maar grooter moeilijkheid en ernstiger fouten levert het constant-houden van het vochtigheidsgehalte van de omringende lucht, als men den invloed van licht en vooral van verschillende temperaturen wil bestudeeren. Want de

wijziging der atmosfeer van vrij vochtig tot vrij droog kan op groei en transpiratie op zichzelf reeds een veel sterker invloed hebben dan de betreffende temperatuursverandering, die men op 't oog heeft. Maar ook indien men eindelijk geslaagd is bij den varieerenden n^{en} factor n-1 factoren constant te houden, dan wordt weer de beoordeeling van den invloed van dien factor op één bepaald proces zéér moeilijk. Want men kan er althans bij temperatuursinvloeden niet aan ontkomen, dat deze temperatuur niet enkel het waar te nemen proces, maar vele processen tegelijk in de cellen wijzigt. Trachten wij de afhankelijkheid van den lengtegroei ten opzichte van de temperatuur in een serie getallen vast te leggen, dan moeten wij wel bedenken, dat daarbij de assimilatie, de ademhaling, de protoplasma-strooming, de osmose in de betreffende cellen allen door die temperatuur beïnvloed zijn. Juist dit maakt de beoordeeling zeer veel lastiger en het vaststellen van een redelijk quantitatief verband vaak onmogelijk. Wij werken dus met een uiterst gecompliceerd systeem, dat juist door zijn ingewikkelde samenstelling de verschijnselen van het leven vertoont.

Nu wil ik U tevens zeggen, wat ik daaromtrent denk. Wij hebben het leven in de gecompliceerdheid der physische en chemische gegevens te zoeken, en ontleden wij de verschijnselen voldoende, dan zullen wij niet anders dan physische en chemische wetten en verschijnselen tegenkomen en nooit het leven als een afzonderlijke kracht naast de physisch-chemische factoren. Wij zullen dus hoe verder wij komen in de toekomst steeds leeren, dat het leven in een bepaalde gecompliceerdheid der physische en chemische gegevens bestaat en dat wij bij het ontleden dier gecompliceerdheid geen afzonderlijke levenskracht ontmoeten.

De grondslag der levensverschijnselen zal tenslotte niet in het levende, maar door de chemische verschijnselen heen in de structuur en functie der materie zelf gezocht moeten worden.

Loopen wij daardoor in dezen gevaar door anderen achterlijke materialisten genoemd te worden, dan moeten wij bedenken, dat tegenwoordig voor den natuuronderzoeker de materie zelf veel schooner gebouwd is, veel dieper geheim nog bevat, dan men vroeger in den tijd van

het materialisme kon beseffen. Is het oude materialisme een overwonnen standpunt, in beter vorm zal het opnieuw durven bestaan. Want het zal verdiept zijn door bewondering bij nieuwe inzichten omtrent de materie; het zal den onaangenamen overmoed missen van het oude materialisme, bewust van de nog peillooze diepte van het geheim dier materie. Het zal als levensovertuiging zeer vast en rustig staan, omdat het onbevreesd kan tegemoet zien wat ook de wetenschap verder zal brengen. Want alles — niet de gecompliceerde geest alleen — maar evenzeer de nog vrij enkelvoudige materie — is ons daarbij als bouwwerk en maaksel van één stijl. Daardoor worden wij dan geleid door de voortdurende ervaring, dat de hoogheid van het leven juist in de gecompliceerdheid van zijn bouw gelegen is. Het leven èn de levende wezens zijn dan ook niet *ont*wikkeld, zooals eigenlijk letterlijk de woorden ontwikkeling en Evolutie zeggen. Ontwikkelen houdt in, een ontplooien van iets, dat ingewikkeld was, dat wel uiterlijk klein was, maar inwendig reeds den gecompliceerden toestand bevatte. De wezens zijn niet ontwikkeld, maar zij zijn ingewikkeld gemaakt en uit enkelvoudiger gegevens tot hooger ingewikkeldheid geconstrueerd. Het Evolutieproces is geen Evolutie- maar een Complicatieproces.

Nu zult gij U wellicht afvragen, waarom ik met zoo theoretische uiteenzettingen een college begin, waar gij kennis van tastbare feiten verwacht. Ik acht het juist van het grootste gewicht, dat gij weet welke beginselen den onderzoeker bij zijn werk met vrucht kunnen leiden. De methode van denken, de overtuiging die onze gids is, is van het grootste belang bij het verder zoeken en het beoordeelen van de gevonden feiten. En het schijnt mij niet overbodig U te doen gevoelen, wat ook de natuuronderzoeker en dus ook gij die in de verschijnselen der natuur Uw arbeidsveld vindt, in een krachtige overtuiging en in een bepaalde denkmethode kan bezitten.

Daarom hecht ik er waarde aan, dat ook gij weet welke beginselen gij in het onderricht en in de onderzoekingen van dit laboratorium hebt te verwachten.

Dat daarbij van een vitalistisch beginsel geen sprake zal wezen is U uit het bovenstaande voldoende duidelijk. En ik wil U ook nog zeggen, waarom ik juist bij het begin

van dit college U aan het vitalisme herinner — en er U voor waarschuw. Dat is niet overbodig, omdat er in onzen tijd en speciaal onder jongeren een neiging bestaat om weer meer voor een vitalistische opvatting te gevoelen, gevolg der reactie op een al te ver gegaan materialisme. Het vitalisme neemt in tegenstelling met het U zooeven uiteengezette standpunt aan, dat een bijzondere levenskracht, een speciale levensfactor moet worden aangenomen, zonder welken het leven niet uit physische en chemische factoren opgebouwd kan worden. Erkent de andere onderzoeker ten volle de groote beperktheid van onze kennis, de uitgebreidheid van het onbekend gebied, hij weet evenzeer, dat bij de stappen die de wetenschap vooruit doet, zij nooit anders dan physische en chemische beginselen tegenkomt. De zwakheid van het vitalisme is, dat zij haar reden van bestaan ontleent aan dat, wat wij nog niet weten; de gemakzucht van het vitalisme is, dat zij zich van de ontleding der allermoeilijkste problemen afmaakt door de kern van het nog niet doorgronde aan een afzonderlijke speciale kracht toe te schrijven. Het gevaar van het vitalisme is, dat zij door eene theoretische vooropstelling aan het natuuronderzoek perken stelt, waar ze niet liggen en den natuuronderzoeker het elan beneemt, daar waar durf en vertrouwen in de macht van het onderzoek hem dieper in de geheimen van het leven zouden doen doordringen. Wie overtuigd is dat in den drang naar kennis een roeping ligt voor den mensch en dat ook natuurwetenschappelijk onderzoek een weg is om waarheid te vinden, die stelt onbevreesd en met meer verwachting zijn standpunt tegenover dat van den vitalist.

Na U hiermee een beginsel te hebben uiteengezet in het kort, keer ik terug tot ons uitgangspunt, de beteekenis der omringende factoren bij de bestudeering van het plantenleven, terwijl ik in de volgende uren die werking der physische factoren op de plant nader zal bespreken. De kennis dezer factoren is juist, wat hier van belang is; want gij die in uw ganschen werkkring met de levende plant zult werken, gij zult ook ongetwijfeld belang stellen in de grondbeginselen, die het plantenleven beheerschen. Ik ben er van overtuigd, dat iemand het ook zonder dat ver zou brengen in de praktijk. Daarvan getuigt in velerlei

opzicht die praktijk door een deel van haar resultaten. Het is een feit, dat jarenlange ervaring dikwijls weet, *hoe* men met de plant heeft te handelen om een bepaald resultaat te bereiken. En wij, die zoeken naar het *waarom* en *waardoor,* missen maar al te vaak die ervarenheid van de praktijk. Zoo is de botanist vaak veel te weinig bekend met practische toepassingen. Denk bijv. aan het forceeren, waarbij de praktijk zonder te weten, *hoe* het komt, met jarenlang geduld een optimum-combinatie van warmte, licht, vochtigheid, van tijdstip en tijdsduur heeft nagestreefd. Oeconomische motieven en ambitie in zijn vak doen daar bij den man van de praktijk soms een groot deel van het mogelijke dier optimum-combinatie bereiken. Nu staan er twee wegen open. Heeft men het oog op die practische toepassing alleen, vooral op het oeconomisch resultaat, dan brengt een goed experimenteerend vakman het door de praktijk alleen in veel gevallen ver genoeg. Maar er is bovendien een andere weg, en dat is degeen, waarop een hoogeschool heeft te wijzen; dat is de weg, waarbij gij begrijpend de praktijk wilt ingaan, wetend met wat voor materiaal ge werkt, wàt daar in de diepte van de plant gebeurt, bewust wat de fundamenteele beteekenis is van die factoren, die ge dagelijks laat inwerken. Natuurlijk zult ge daarbij meer dan ooit en meer dan anderen overtuigd worden, dat wij van dat alles nog zeer weinig begrijpen. Deze kennis zal U wel eens in den weg staan bij den durf en het besliste oordeelen en ingrijpen, dat de praktijk van U vraagt, — maar ge wilt wetende menschen zijn in de eerste plaats. Daardoor hebt gij, die wetenschap en practische kennis wilt vereenigen, het zwaarder dan menig ander; het succes is niet snel, niet voor het grijpen, maar het is ook niet oppervlakkig. Hier komt bij, dat de menschen, die de basis van het succes voor de praktijk legden (ik denk aan kennis der bestuiving, aan bodem- en bemestingsleer, aan toepassing der erfelijkheidsleer) meestal onbekend zijn bij hen, die de vruchten plukken. Het is echter de vraag wat het rijkste maakt en het is de taak van een hoogeschool den rijkdom der kennis te leveren. Maar onafhankelijk daarvan kan een bijzondere principieele verandering voor de praktijk gewoonlijk slechts als gevolg van dieptewerk plaats vinden en dat moet vrij en ruim kunnen

werken en niet weten van rechtstreeksch voordeel of meer productie. De wetenschap kan zich nu eenmaal niet verkoopen; want zij heeft naar de oorzaken en wetten van de levensverschijnselen te zoeken. Vraagt de praktijk naar meer productie, naar meer voordeel, dan is dit maatschappelijk van het allergrootste belang en geenszins gering te schatten. Daarbij kan men rechtstreeks op dat voordeel werken, bij het experimenteeren aan de buitenzijde blijven; liefst snel werken, omdat het niet economisch is al de oorzaken te doorzoeken, en omdat er kans is dat men zonder al die omwegen rechtstreeks en dus zonder in de diepte af te dalen, reeds resultaten oogst, die vrijwel een optimum van het bereikbare zijn. Wat wil men meer, de praktijk is er mee tevreden en de maatschappij is er goed mee gediend. Dat reeds is een niet gering te schatten voordeel. — Maar — vraagt men naar de oorzaken, vraagt men aan zekere problemen een wetenschappelijke basis te geven, geeft men onbekrompen de vrijheid de wetenschap van de problemen te onderzoeken, dan is er maar één weg. De onderzoeker kan daarbij overleggen met de praktijk, leert daar veel uit en kan er kostbare beginselen voor onderzoek in vinden. Waardeering van wetenschap en praktijk is daarbij ten hoogste gewenscht, maar zooals ik zei, de wetenschap kan zich niet verkoopen, d. w. z. haar methode van zoeken en werken gaat slechts langs één weg. Dat is de weg, waarbij de gedachte, die het werk leidt, totaal vrij is van bij-oogmerken; dat is de weg, die niet belemmerd wordt door vooruit opgelegde verplichtingen om een bepaald resultaat te bereiken. Want menigeen heeft ervaren, dat hij soms heel iets anders vond dan hij zich eerst ten doel had gesteld; dat hij dus bij zijn onderzoek derailleerde, maar vaak om op beter paden terecht te komen. In zoo'n geval moeten geen scrupules een beletsel zijn om dat nieuwe doel te volgen. Zoo moet het arbeidsveld niet vernauwd worden door de begrenzing van een opgedragen onderwerp.

Hiermee kom ik als vanzelf tot eene omschrijving van de taak en de plaats, die het laboratorium voor plantenphysiologisch onderzoek hier inneemt en te vervullen heeft. In een naam enkel kan dit niet gelegd worden. Het is niet in de eerste plaats voor het onderwijs bestemd, daar de algemeene grondslagen der plantenphysiologie hier behooren

tot het onderricht in de algemeene botanie. In dit laboratorium zullen werkzaamheden verricht worden met het oog op bepaalde onderzoekingen. Wel hoop ik, dat, wanneer eenmaal een voldoende inrichting gereed zal zijn, sommigen onder u in hun oudere jaren daar wel eens onderwerpen zullen vinden, die hen brengen tot het uitvoeren van zelfstandig onderzoek.

Bovendien hoop ik u, wat dit onderwijs-gedeelte betreft, in een college op de hoogte te houden van verrichte onderzoekingen en van onderwerpen, die daarmee samenhangen.

Die onderzoekingen betreffen ten deele onderwerpen van algemeenen physiologischen aard, ten deele zullen hier meer in het bijzonder botanische onderzoekingen verricht worden omtrent de botanie van bepaalde tuinbouwgewassen en over botanische grondslagen van levensverschijnselen, die zich vooral bij die tuinbouwgewassen voordoen. Daarbij zal veel anatomisch en embryologisch onderzoek noodig zijn, dat in veel gevallen moet voorafgaan aan de verdere physiologische beoordeeling van die verschijnselen. Bovendien is het menigmaal noodig dien bouw of embryologie te kennen in verband met het rationeel ingrijpen met groeifactoren of andere middelen op het juiste oogenblik.

Waar nu de toepassingen bijv. van de physische factoren vooral in den tuinbouw van zooveel belang zijn, en waar de inwerking van die physische factoren als warmte, licht, zwaartekracht en vochtigheid tevens als methode voor de studie der levensverschijnselen in het algemeen, gelijk ik reeds uiteenzette, van zooveel beteekenis is, daar wordt het u duidelijk, waarom in één laboratorium wetenschappelijke studie van levensverschijnselen en de bestudeering van den ondergrond van bepaalde tuinbouw-problemen harmonisch vereenigd kan worden. Want wat de tuinbouw vanzelf reeds doet en ingrijpt door licht, door warmte in kassen en bij het forceeren, door vochtigheid, door de inwerking van de zwaartekracht bij het leiden, door den correlatieven invloed bij het snoeien, door correlatie en regeneratie bij de transplantatie, dus bij het enten enz., door de regeneratie bij dat transplanteeren en bij het stekken, juist al die gewelddadige ingrijpingen en die meer natuurlijke toepassing van de physische factoren, zij zijn allen experimenten op het leven. Zij staan zoo tevens op denzelfden onder-

grond als de zuiver-wetenschappelijke experimenten van de plantenphysiologie. Daardoor is in dit laboratorium voor plantenphysiologie de studie der levensverschijnselen in het algemeen en van den botanischen ondergrond van bepaalde problemen der tuinbouwgewassen in het bijzonder een zeer natuurlijke vereeniging.

Maar ik wil het arbeidsterrein van dit laboratorium nog wat nader omschrijven door het bovenstaande met enkele voorbeelden toe te lichten.

Bij het vervroegen of verlaten der gewassen, tracht men — botanisch gesproken door uitwendige invloeden de periodiciteit der gewassen te verschuiven of te verkorten. Van die uitwendige invloeden is de warmte de voornaamste, vervolgens vocht en licht en donker. Maar zooals U bekend is hebben ook bedwelming met aether, en naar het heet inwerking van radioactiviteit hier een opvallend effect. Het is U duidelijk, dat de studie van elk dier factoren in verschillende stadiën der periodiciteit en op verschillende deelen en functies van verschillende planten botanisch reeds een zeer groot arbeidsveld oplevert. Maar bovendien zal het logisch zijn, indien men in verschillende stadiën van den jaargang der planten moet ingrijpen, dat een behoorlijk embryologisch onderzoek voorafga, om te weten in welken tijd bloem en bladen worden aangelegd en in welken toestand de onderdeelen van de bloem verkeeren. Kortom het verloop der periodiciteit van de verschillende plantendeelen van een gewas onder normale condities moet eerst worden vastgelegd. Ook dat vereischt uitvoerige botanische studie. Maar men ziet tevens, hoezeer de stof in samenwerking met vraagstukken van den tuinbouw, aanleiding is tot onderzoekingen die ook uit zuiver-botanisch oogpunt den onderzoeker interesseeren. Want de vragen omtrent periodiciteit raken tevens ook de kern van het plantenleven en de invloed der uitwendige factoren het wezen van de levende plant.

Maar er is meer, dat ons hier boeit. Die kennis van den embryologischen toestand waarin knoppen en verdere plantendeelen verkeeren op bepaalde tijdstippen van het jaar, is niet alleen bij het forceeren, maar evenzeer bij andere wijzen van ingrijping, in het bijzonder bij het leiden van boomen van beteekenis. Niet dat ik daarbij het oog

zou hebben op het belang der praktijk, die in dat opzicht zóóveel ervaring en zooveel succes reeds bereikt heeft.

Maar wel denk ik daarbij aan de botanie van dit proces. Indien de praktijk ook reeds lang weet *hoe* en *wanneer* dit het best geschiedt, het is ook goed te zoeken naar de oorzaken, *waardoor* dit in een bepaalden tijd wèl en later niet meer kan geschieden, zóó dat de gewenschte bloemvorming bevorderd wordt. Is de vraag naar den tijd der bloemvorming en verdere ontwikkeling bij leiboomen hier het voorbereidend botanisch werk, vervolgens komt dan bij het leiden van plantendeelen een botanisch vraagstuk aan den dag, dat den plantenphysioloog en den morpholoog reeds sinds lang interresseert: de vraag naar den invloed die de richting van de zwaartekracht op de plantendeelen uitoefent. Daarbij komen wij aan het vraagstuk van den invloed der richting op den lengtegroei en vervolgens op blad- en bloemvorming en staan wij voor moeilijke vragen uit de botanie, in hoever hier de zwaartekracht zelf of het gewijzigd transport of de veranderde voedingsvoorwaarden de groote rol spelen, die lengtegroei en bloemvorming beïnvloeden. Reikt ook hier dus de botanie eenerzijds de hand aan den tuinbouw, anderzijds raakt dit vraagstuk aan het theoretische probleem van de geotropie.

Waar verder de tuinbouwer en de wetenschappelijke tuinbouwkundige hun proefnemingen verrichten omtrent geschikte entingen en andere transplantaties en hun vragen bezig houden welke combinaties het best gelukken, welke de gunstigste producten opleveren en welken invloed de gecombineerde individuen op elkaar uitoefenen, daar ligt in de onmiddelijke nabijheid het botanische werk. Want het is zeer gewenscht dat een meer stelselmatige bewerking plaats vindt van den anatomischen bouw van fruit-soorten en enkele andere houtige gewassen. Het beste ware het daarbij te komen tot eene vergelijkende anatomie van de na-verwante en entbare houtsoorten. Pas na het leggen van zulk een grondslag zouden de uit de litteratuur en door nieuw onderzoek verzamelde anatomische gegevens kunnen leiden tot de physiologische beoordeeling dezer anatomie, om uit te maken of hieruit redelijk is te begrijpen waardoor en wanneer bepaalde combinaties wèl of niet vergroeien willen en àls ze vergroeien, waardoor transport

en voedingsverhoudingen bij de eene combinatie tot een gunstige samenwerking, bij een andere tot gebrekkigen of afwijkenden groei aanleiding geeft. Het is wel duidelijk dat dit botanisch onderzoekingsterrein zoo omvangrijk is en zoo moeilijk te beoordeelen vragen inhoudt, dat men voorloopig slechts het bereiken van zeer bescheiden resultaten daarbij op het oog kan hebben, ook als men zich — gelijk in dit laboratorium het geval zal zijn — tot het botanische onderzoek beperkt en de meer tuinbouwkundige toepassing en onderzoeking aan deskundige krachten overlaat. Ook hier liggen dus botanisch-wetenschappelijke kwesties, die bij speciale gewassen om eene bewerking vragen, feitelijk in den geest van HABERLANDTS algemeene werk over physiologische plantenanatomie.

Laat ik U nog een enkel voorbeeld noemen van een terrein, waar eveneens botanische vragen te beantwoorden zijn, waaraan wellicht in dit laboratorium gewerkt zal kunnen worden. Ook wanneer wij vragen omtrent variabiliteit en erfelijkheidsleer beter geplaatst achten als onderdeel in een speciaal voor dien tak van wetenschap bestemd Instituut, zoo blijven de physiologische kwesties omtrent moeilijkheden bij de bestuiving en omtrent het al of niet tot stand komen van bevruchting en vruchtvorming. Tot botanisch onderzoek hiervan geven aanleiding bijv. bestuivingsmoeilijkheden bij sommige druivensoorten, het vruchtzetten van komkommers en de spaarzame vruchtvorming van meloenen, de bestuiving van sommige Brassica-soorten, de bevruchting van verschillende ooftgewassen. Ligt een groot deel van zulk onderzoek en de geheele toepassing op den weg der tuinbouwkunde, de eventueele embryologische grondslag der al of niet gelukkende bevruchting of vruchtzetting en de physiologische oorzaken der al of niet gelukkende bestuiving zijn weer punten, die tot de botanie behooren, en kunnen dus wellicht een voorwerp van onderzoek in dit laboratorium zijn.

Ik laat verdere onderdeelen rusten, waaronder bijv. kwesties omtrent kiemingsverschijnselen en speciale invloeden op kieming en kiemkracht van bepaalde zaden.

In enkele groote trekken wilde ik hiermee doen gevoelen in welke richting er voor een laboratorium voor plantenphysiologie stof tot onderzoek gereed ligt; maar het moet wel duidelijk zijn, dat men slechts op de bewerking van een

zeer bescheiden deel van dat vele kan aansturen en hopen. Wat ik vooral wilde doen uitkomen is dit, dat vele vragen uit den tuinbouw aanleiding geven tot en samenvallen met botanische onderwerpen van zuiver-wetenschappelijken en algemeenen aard.

Kunnen zulke onderzoekingen ook voor de praktijk misschien wel bruikbare toepassing opleveren, wij hebben daarop niet rechtstreeks het oog, en hebben ons te richten op den botanisch-wetenschappelijken kant, die er aan deze problemen vastzit. Wij zullen ons reeds tevreden moeten achten, als het gelukt een weinig bij te dragen tot de kennis van zekere gewassen of vraagstukken. Zoo is dus dit laboratorium, waar het een onderdeel is van een hoogeschool en alleen van haar afhankelijk is, geen proefstation voor de praktijk, maar een inrichting voor wetenschappelijk onderzoek, waarbij ook volkomen theoretische vraagstukken, gelijk het onder het dak eener hoogeschool betaamt, hun plaats en bescherming vinden. Daarom zullen wij in dit laboratorium evenmin vermijden of verder laten rusten het onderzoek der prikkelverschijnselen. Hoe theoretisch de waarde van deze ook moge schijnen, het is mij in den loop der jaren genoeg gebleken, dat deze van veel gewicht zijn voor het inzicht in de levensverschijnselen, mits men niet meegaat met die onvruchtbare theoretische bespiegelingen en dat onkritisch er op los experimenteeren, dat de botanische prikkelphysiologie zoo vaak heeft gekenmerkt. Ook in verband juist met de groeifactoren, de orgaanvorming en de periodieke verschijnselen is de studie der prikkelreacties dikwijls van gewicht.

Heb ik U dus hiermee uiteengezet mijn gedachtengang omtrent eigen werkkring en omtrent aard en bedoeling van dit nieuw laboratorium voor plantenphysiologie, ik kan thans komen tot de eigenlijke lessen, waarin — zooals ik reeds zei — in overeenstemming met de bedoeling en de taak van het laboratorium speciale onderwerpen zullen behandeld worden, die gewoonlijk met bedoelde onderzoekingen in verband staan.

Voorloopig heb ik daarbij op het oog een meer algemeene bespreking van den invloed, dien physische factoren op het leven van de plant uitoefenen.

INSTITUUT VOOR PHYTOPATHOLOGIE.

BIJDRAGE TOT DE KENNIS VAN DE WERKING DER BORDEAUXSCHE PAP OP DE AARDAPPELPLANT.

Het is van algemeene bekendheid, dat de Bordeauxsche pap niet alleen inwerkt op de *Phytophthora infestans,* die de gewone aardappelziekte veroorzaakt, maar ook op de aardappelplant zelve.

Wat de werking van deze pap op de zwam betreft, kan het volgende worden opgemerkt: de Bordeauxsche pap doodt niet het mycelium, dat zich in het aardappelblad bevindt; evenmin de zich buiten het blad bevindende conidiëndragers en conidiën, maar alleen het protoplasma van de kiembuis, die zich uit de kiemende conidie of uit de kiemende zwermspore ontwikkelt. Men stelt zich meestal de zaak aldus voor. In de Bordeauxsche pap is de giftige koperverbinding aanwezig in onopgelosten vorm; zij kan dus niet in gave bladeren binnendringen, en evenmin kan zij binnendringen in de van een betrekkelijk dikken wand voorziene conidiëndragers en conidiën. Ook niet in de zwermsporen, die zich in droppels water bewegen, welke op de met een laagje Bordeauxsche pap bedekte bladeren liggen. Wanneer een zwermspore of een conidie op een bespoten blad tot kieming komt, groeit vandaar uit eene kiembuis over de bladoppervlakte heen. Omdat de wand van die kiembuis zeer dun is, is zij geheel doortrokken met de zwak zuur reageerende vloeistof, welke in den inhoud van de kiembuis aanwezig is. Deze zure vloeistof komt dus in onmiddellijke aanraking met de onoplosbare koperverbinding van de opgedroogde Bordeauxsche pap, en zet haar om in eene oplosbare verbinding, welke den

protoplast van de kiembuis binnentreedt en dezen doodt. Ook neemt men wel aan dat het koolzuur van de lucht of wel dat, hetwelk bij de ademhaling der bladeren wordt gevormd, de in de opgedroogde Bordeauxsche pap aanwezige onoplosbare koperbinding zou omzetten in oplosbare basische kopercarbonaten. Zeker is het laatste woord in dezen in deze quaestie nog niet gesproken. Maar daarover wil ik hier niet verder uitweiden. —

Ik wil hier nader handelen over de vraag betreffende de inwerking van de Bordeauxsche pap op de aardappelplant zelve. Men neemt meestal aan dat deze de levende weefsels van bladeren en stengels der planten alleen dàn doet afsterven, wanneer deze deelen vooraf gewond zijn, bijv. door steken of vreterij van insekten, door den wind of door het zich bewegen van mensch of dier over het veld. Dat laat zich immers wel hooren. De zich op de bladeren bevindende onopgeloste koperverbinding toch dringt waarschijnlijk niet door in de cellen der bladeren; de dikke cuticula beschermt de protoplasten der cellen tegen eventueel door de inwerking van koolzuur daaruit ontstane oplosbare koperverbindingen. Vertoonen echter de bladeren versche wonden, dan kunnen eventueel ontstane opgeloste koperverbindingen door de bij de verwonding bloot gekomen dunne wanden der inwendig gelegen plantencellen heentrekken, of kan het zwak zuur reageerende plantensap, dat de celwanden doortrekt, oplossend werken op de nog onopgeloste koperverbindingen. Deze dunwandige blootliggende cellen van de aardappelbladeren gedragen zich dan precies als de kiemdraden, die zich uit de *Phytophthora*-sporen ontwikkelen.

Toch zijn er waarnemingen gedaan, waaruit schijnt te blijken, dat ook niet gewonde bladeren van de Bordeauxsche pap nadeel kunnen ondervinden. Ik doel hier niet op de zoogenaamde „brandvlekken", welke er door kunnen worden veroorzaakt; daarbij is sprake òf van verwondingen òf van de rechtstreeksche inwerking der zonnestralen, die door de op de bladeren liggende papdroppels als door een lens naar elkaar toe worden gebroken.

Bij proefnemingen, in 1907 ingesteld door KIRCHNER [1]), ontwikkelde zich van de bespoten aardappelplanten het loof

[1]) „Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten", 1908, S. 65.

minder sterk dan dat van de niet bespoten planten; de bladeren der bespoten planten waren eenigszins gebogen, kroes. Hier en daar ging een blad of een bladvin dood. Ook ADERHOLD [1]), HENDRICK [2]), BAIN [3]), CRANDALL [4]), GROTH [5]), en anderen spreken van beschadigingen door de bespuiting met Bordeauxsche pap; MORSE, STEWART en vele anderen namen geenerlei beschadiging van dezen aard waar.

De meesten van de schrijvers, die beschadiging meenden te constateeren ten gevolge van bespuiting met Bordeauxsche pap, nemen aan dat deze het gevolg zou zijn van het binnendringen van kleine hoeveelheden op de een of andere wijze in oplossing geraakte koperverbinding, die in de bladweefsels zouden binnendringen. Of merkbare schade wordt teweeggebracht of niet, zou afhangen van de soort en variëteit van planten, van de dikte der cuticula, alsook van de weersgesteldheid.

Met stelligheid is eigenlijk niet veel bekend omtrent den aard van den invloed der Bordeauxsche pap op de bespoten planten; hoewel het wel algemeen bekend is, dat deze laatsten meer intens groen zijn en ook langer groen blijven dan niet bespoten planten.

RUMM heeft het eerst de meening uitgesproken [6]) dat de werking van de Bordeauxsche pap niet alleen zou berusten op den directen invloed, dien zij heeft op de zwam en dus op het optreden der ziekte, maar ook op een prikkel, dien zij op de aardappelplant zelve uitoefent. Deze werking komt, naar zijne opvatting, neer op eene vermeerdering van het chlorophyll in de weefsels der bladeren. Daar RUMM echter door spektroskopisch onderzoek in de bespoten bladeren geen koper kon aantoonen, sprak hij van een door de koperverbinding op de plant uitgeoefenden „chemotaktischen" prikkel, waardoor de chlorophyllvorming zou worden vermeerderd. Het spreekt echter van zelf, dat wij door de invoering van de benaming „chemotaktische prikkel" niets verklaren. In eene

---

[1]) „Jahrbuch für angewandte Botanik", 1903, S. 12.
[2]) „Bulletin No. 288, Agr. exp. Station Geneva", pag. 107.
[3]) „Bulletin No. 2, part 14, Agr. exp. Station, Tennessee.
[4]) „Bulletin 135, Agric. exp. Station Illinois", p. 201. Dit bulletin staat niet te mijner beschikking; ik lees den hoofdinhoud in HOLLRUNG „Die Mittel zur Bekämpfung von Planzenkrankheiten" 2e druk, bl. 139
[5]) Bulletin 232, Agr. exp. Station New Jersey.
[6]) „Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft," 1893, Bd. 11 S. 79—93.

latere publicatie ging RUMM [1]) nog een stap verder, waar hij verklaarde, dat de werking der Bordeauxsche pap bij de bestrijding van plantenziekten niet in de eerste plaats zou berusten op de inwerking van deze pap op de ziekteverwekkende zwam, maar wel op de inwerking ervan op de plant zelve, die daardoor minder vatbaar voor de aantasting der zwam zou worden. Ik moet echter daarbij dadelijk doen opmerken dat die mindere vatbaarheid voor aantasting, welke de plant door de bespuiting zou krijgen, dan toch slechts van geheel lokalen aard zou zijn, en zich alleen op die bladeren en stengels zou vertoonen, waarover de Bordeauxsche pap uitgespoten werd; want na eene bespuiting met deze pap blijven wèl de bespoten bovenaardsche deelen in 't algemeen voor de aardappelziekte gevrijwaard, maar niet de na de bespuiting zich vormende nieuwe scheuten en bladeren; vandaar dat herhaalde bespuiting noodig is om het gewenschte resultaat te krijgen. — Ook FRANK en KRÜGER [2]) schreven het grootere chlorophyllgehalte der met Bordeauxsche pap bespoten bladeren toe aan een prikkel, die door de koperverbindingen zou worden uitgeoefend, en wezen er op, dat de chlorophylltoename in de bladeren eene sterkere assimilatie ten gevolge zou moeten hebben, waardoor de plant krachtiger zou worden en aldus meer weerstand aan schadelijke invloeden zou kunnen bieden.

ADERHOLT [3]) meende aanvankelijk, dat het intens groen worden der bladeren na de bespuiting met Bordeauxsche pap moest worden toegeschreven aan het feit dat in het aangewende kopervitriool bijkans altijd wat ijzervitriool als verontreiniging aanwezig is; maar hij is later op deze verklaring teruggekomen.

Ook heeft EWERT [4]) aangetoond, dat de chlorophyllophooping in de bladeren niet met een vermeerdering van de assimilatie, maar juist met eene vermindering van deze functie gepaard gaat; hij beweert dat de overvulling der bladcellen het gevolg zou zijn van gebrekkigen zetmeelafvoer

---

[1]) „Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft", 1895, Bd. 13, S. 189—92.

[2]) „Arbeiten der deutschen Landwirtschaftsgesellschaft", No. 2.

[3]) Centralblatt für Bacteriologie und Parasitenkunde", 2e Abteilung, 1899, S. 217.

[4]) „Landwirtschaftliche Jahrbücher", 1905, S. 233.

uit de bladeren, welke zou worden veroorzaakt door de ongunstige werking van de koperzouten op de diastasevorming.

CLINTON [1]) beschouwde de aanwezigheid van de opgedroogde Bordeauxsche pap als oorzaak van verstopping der huidmondjes en dus van vermindering der transpiratie.

WEISS [2]) was de eerste, die er op wees, dat de bedekking der bladeren met opgedroogde Bordeauxsche pap de bladeren beschaduwt en dat dit van invloed moet zijn op de assimilatie. Aanvankelijk werd door de vakmannen aan deze bewering weinig waarde gehecht; ADERHOLD [3]) bijv. maakt er in zijn artikel „Der heutige Stand unserer Kenntnisse über die Wirkung und Verwertung der Bordeauxbrühe als Planzenschutzmittel" slechts even melding van „der Merkwürdigkeit halber."

Eerst SCHANDER [4]) en EWERT [5]) hebben omtrent den invloed der beschaduwende werking van de op de bladeren klevende Bordeauxsche pap nadere onderzoekingen ingesteld. Zij kwamen tot de conclusie, dat de bespuiting met Bordeauxsche pap de assimilatie der planten vermindert en dientengevolge ook de opbrengst doet achteruit gaan.

Echter leerde de praktijk dat zulks niet altijd het geval is. Door vele waarnemers en proefnemers werd juist een grootere opbrengst geconstateerd bij aardappelplanten, die bespoten waren met Bordeauxsche pap, dan bij dezulke, die niet waren bespoten. Nu moest echter in vele gevallen de meerdere opbrengst na bespuiting worden toegeschreven aan het wegblijven of het minder ernstig optreden van de aardappelziekte op de bespoten perceelen, waardoor op deze laatste het loof veel minder vroeg afstierf en derhalve de assimilatie veel langer werd voortgezet. In jaren, waarin de ziekte geheel of zoo goed als geheel wegbleef, was blijkens sommiger ervaring de opbrengst van de onbespoten perceelen het grootst. Maar dezelfde waarnemer deed soms het eene jaar in dit opzicht andere ervaringen op dan het andere jaar.

---

[1]) Jaarboek van Connecticut, 1911, pag. 739.
[2]) „Lehrbuch der Krankheiten und Beschädigungen unserer Kulturgewächse", Stuttgart, 1901, S. 19.
[3]) „Jahrbücher der Vereinigung der Vertreter der angewandten Botanik" (1er Jahrgang, 1903, S. 30).
[4]) „Landwirtschaftliche Jahrbücher", 1904, 517, 584.
[5]) „Landwirtschaftliche Jahrbücher", 1905, S. 233—310; „Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft", 1905; id. 1906, S. 199.

Een meer nauwgezet onderzoek omtrent den invloed der bespuiting op de assimilatie der aardappelplanten en dus op de opbrengst, werd ingesteld door KIRCHNER. [1]) Deze verzamelde vooreerst uit de literatuur de resultaten van alle hem bekend geworden proefnemingen betreffende de opbrengst van bespoten aardappelplanten tegenover die van niet bespoten planten: in dier voege echter, dat alleen rekening gehouden werd met zulke gevallen, waarin geen of bijkans geen Phytophthora-aardappelziekte optrad, en op zulke terreinen, waar ook van andere aardappelziekten geen of weinig sprake was, daar deze soms zeer onregelmatig verspreid op het veld voorkomen, en dus op de opbrengst van verschillende voor de proefneming gebruikte perceelen grooten invloed zouden kunnen uitoefenen. Hij onderscheidde bij de door hem gerefereerde proefnemingen drie groepen:

1°. zulke, waarbij de opbrengst der met Bordeauxsche pap bespoten aardappelplanten geringer was dan die der niet bespoten planten;

2°. zulke, waarbij de wèl bespoten planten op alle of althans op een gedeelte der perceelen meer opleverden dan de niet bespoten planten, maar waar dit meest of althans kòn worden toegeschreven aan de verlenging van den levensduur van het loof der bespoten aardappelplanten;

3°. zulke, waarbij de wèl bespoten planten op alle of althans op een gedeelte der proefperceelen eene grootere opbrengst gaven, zonder dat het bleek dat de oorzaak kon worden toegeschreven aan het langer groen blijven van het loof bij de bespoten planten.

Uit het door KIRCHNER samengestelde overzicht der door verscheiden proefnemers verkregen resultaten bleek, dat van eene vermeerdering van de opbrengst der bespoten aardappelplanten in die gevallen, waarin geen aardappelziekte optrad of waarin die ziekte zich hoogstens in zeer geringe mate en zeer laat vertoonde, — behoudens heel weinige uitzonderingen — alleen dàn sprake was, wanneer het loof der bespoten planten veel langer groen bleef dan dat van de niet bespoten planten; zoodat de vermeerderde opbrengst moest of althans kon worden toegeschreven aan

[1]) „Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten", 1908, S. 65.

de verlenging van de periode, waarin de assimilatie der bladeren plaats vond.

Dit resultaat der door KIRCHNER met elkaar vergeleken proefnemingen van anderen was echter geenszins in overeenstemming met de meening van vele practici, die wel degelijk ervan overtuigd waren, dat de aanwending van Bordeauxsche pap op aardappelvelden de assimilatie vaak bevordert en dus ook de opbrengst verhoogt, óók wanneer de tengevolge van de bespuiting langer groen gebleven planten tegelijk met de vroeger afgestorvene, niet bespoten planten werden gerooid. Ook de gunstige resultaten, bij de bespuiting van den wijnstok gekregen in jaren, waarin de *Peronospora viticola* niet optreedt, wezen KIRCHNER er op, dat de aanwending van Bordeauxsche pap toch wel degelijk de assimilatie zal moeten kunnen verhoogen en de opbrengst vermeerderen.

KIRCHNER nam nu in de jaren 1904, 1905 en 1907 een aantal proeven om de bedoelde quaestie tot klaarheid te brengen. Het ligt niet in mijne bedoeling, hier de door hem genomen proeven en de door hem verkregen resultaten uitvoerig te bespreken. Het zij genoeg het volgende te vermelden. In 1905 was de opbrengst van al de bespoten perceelen belangrijk hooger dan die van het niet besproken perceel: wanneer die van het niet bespoten perceel op 100 Kilogrammen werd gesteld, was die van het met eene 3 procentige Bordeauxsche pap bespoten perceel 109.9, van het met 2 procentige pap bespoten perceel 115,4, van het met 1 procentige pap bespoten perceel 121,1%, van het met ½ procentige pap bespoten perceel 112,1. Omtrent de weersgesteldheid in den zomer 1905 vermeldt KIRCHNER niets; maar uit het wél door hem vermelde feit, dat van *Phytophthora*-ziekte geen spoor te zien was, volgt wel dat de zomer vrij droog moet zijn geweest.

In 1907 was de zomer koel en zeer weinig zonnig. Toen was de opbrengst op de niet bespoten velden veel hooger dan op de bespoten velden; op het eene perceel was de verhouding 100 K.G. op de onbespoten velden tegen 61,7 K.G. op de bespoten velden, op het andere 100 tegen 76.

In 1904 werden op de verschillende proefveldjes verschillende resultaten verkregen; in de meeste gevallen was

de opbrengst van de niet bespoten perceelen iets hooger, de verschillen waren echter gering. Maar *Phytophthora* bleef niet geheel uit, en sommige perceelen waren nog al aan de schaduw van boomen blootgesteld. Conclusies konden in dit geval niet worden getrokken.

Ofschoon nu de verkregen resultaten alleen in 1905 en 1907 vrij sprekend waren, meent KIRCHNER toch hieruit en uit zijne verdere ervaringen de volgende conclusie te kunnen trekken :

„Wanneer een zoodanige invloed der beschaduwing vast staat, terwijl de opgedroogde Bordeauxsche pap de intensiteit van het licht, dat op de assimileerende bladcellen inwerkt, vermindert, kan er niet aan worden getwijfeld, dat in jaren, waarin donker weer en bespuiting samen werken, eene vermindering van de gevormde assimilatieprodukten moet plaats grijpen. In zeer zonnige jaren zal deze nadeelige werking uitblijven, of — wanneer onder te sterke belichting eene beschadiging aan het chlorophyll mocht plaats grijpen — zal zelfs het tegendeel gebeuren. Verdere onderzoekingen zijn noodig om in bijzonderheden den invloed van de verschillende factoren, misschien ook het verschillende gedrag van de verschillende soorten, vast te stellen".

. . . . . „De intensief groene kleur van het aardappelloof bij bespoten planten is als het gevolg van de beschaduwing door de Bordeauxsche pap bij intensief zonlicht op te vatten. [1]) WIESNER [2]) toonde aan, dat jonge bitterkersplanten bij minder heldere verlichting donkerder groen werden dan bij helle verlichting".

„Ofschoon waarschijnlijk een houtgewas als de wijnstok zich onder de hier besproken omstandigheden anders verhoudt dan de aardappelplant, zoo is het toch zeer gewenscht dat de invloed der bespuiting met Bordeauxsche pap op de assimilatie van de wijnstokbladeren, onder inachtneming van de bij de aardappelplant opgedane ervaringen, opnieuw worde onderzocht. In ieder geval speelt de verlenging van

---

[1]) Dat het chlorophyll door sterke inwerking van het directe zonlicht ontleed wordt. werd reeds door JULIUS SACHS aangetoond. (Zie diens „Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen", 1865, blz. 13–17.)

[2]) WIESNER, „Der Lichtsgenuss der Pflanzen", Leipzig 1907. S. 235.

den levensduur van het loof bij met Bordeauxsche pap bespoten planten, welke volgens de ingestelde onderzoekingen het gevolg kan zijn van de vermindering der transpiratie, bij den wijnstok en de ooftboomen in physiologisch- en oeconomisch opzicht een grootere rol dan bij de aardappelplant." —

Teneinde na te gaan, of de Bordeauxsche pap — afgezien van hare werking op de zwam der aardappelziekte — al dan niet in hoofdzaak door beschaduwing van het loof op de aardappelplant inwerkt, werden door mij in den zomer van 1918 eenige proeven genomen, waarbij ik bespuitingen uitvoerde niet alleen met Bordeauxsche pap (1½ %) [1]), maar ook met kalkmelk (2 %). Werkt de eerstgenoemde pap op de plant in hoofdzakelijk door de beschaduwing van het loof, dan moet de kalkmelk gelijksoortige resultaten geven als de Bordeauxsche pap,

Op alle perceeltjes werden de bespuitingen met Bordeauxsche pap en met kalkmelk tweemaal uitgevoerd: de eerste maal op 21 Juni, en de tweede maal op 24 Juli.

Ik gebruikte voor mijne proeven als poters Red Star: eene variëteit, die algemeen voor onvatbaar of althans zoo goed als onvatbaar voor de door *Phythophora infestans* verzaakte aardappelziekte wordt gehouden. Reeds in vorige jaren was ook mij bij de teelt voor deze variëteit gebleken dat zij inderdaad wel niet geheel onvatbaar, maar toch betrekkelijk zeer weinig vatbaar is. Dit bleek ook weer in 1918. In den voorzomer was het weer droog en zonnig; toen trad in 't geheel geen aardappelziekte op. Eerst later in 't seizoen werd het nat weer, en toen vertoonde zich de ziekte nog in vrij sterke mate, althans in de omstreken van Wageningen; in dien tijd — in 't laatst van September en in October — bleven ook mijn Red Star's niet *geheel* vrij van de ziekte, hoewel deze daar toch in zoo geringe mate voorkwam, dat zij op de opbrengst geen invloed van eenige beteenis kon hebben. En in elk geval, als zij invloed heeft gehad, dan zouden de met Bordeauxsche pap bespoten perceeltjes toch van dien invloed minder moeten hebben

---

[1]) Onder eene 1½ procentige Bordeauxsche pap versta ik eene Bordeauxsche pap, bij de vervaardiging waarvan gebruikt wordt 1½ K.G. kopervitriool op 100 Liter water. De hoeveelheid toegevoegde kalk bedroeg in dit geval ¾ K.G. op de 100 Liter.

geleden dan de met kalkmelk bespoten perceeltjes, en zou dus de opbrengst van de eerste veldjes minder door de aardappelziekte achteruit gezet moeten zijn dan die van de andere.

De perceeltjes, die ik voor de proefneming ter dispositie had, waren niet buitengewoon geschikt daarvoor, 1° wijl sommige ervan op bepaalde gedeelten van den dag door nabijstaande boomen vrij sterk beschaduwd werden, en 2° wijl niet overal de voorvrucht de zelfde geweest was. De bemesting was op alle perceelen gelijk (stalmest). Overigens werden de proeven zoo genomen, dat telkens de opbrengst van eenige rijen onbehandelde, met kalkmelk en met Bordeauxsche pap bespoten planten op een zooveel mogelijk aan de zelfde invloeden blootgesteld perceel met elkaar werden vergeleken.

Nog zij opgemerkt, dat op mijne proefveldjes sommige planten werden aangetroffen, die in geringe mate leden aan bladrolziekte. „Stekelkoppen" daarentegen vertoonden zich daar in het begin zeer vele ; maar de meeste door laatstbedoelde ziekte aangetaste planten groeiden er spoedig flink doorheen. Slechts een zeer gering aantal bleef gedurende het geheele seizoen klein. Alle planten, die door bladrolziekte of door de ziekte der „stekelkoppen" niet tot normale ontwikkeling kwamen, werden apart geoogst ; en de opbrengst van deze werd bij de vergelijking buiten rekening gelaten. Waar ik in het onderstaande spreek van de opbrengst van een bepaald aantal knollen, bedoel ik dus altijd slechts de opbrengst van *normaal ontwikkelde planten*.

De volgende resultaten werden verkregen.

PERCEEL A.

[Aan de Westzijde en de Zuidzijde stond een pronkboonenhaag; aan de Zuidzijde stonden bovendien nog sparreboonen en twee rijen stokboonen].

Onbehandeld.

4 rijen, 98 pollen, brachten op 67½ K.G. aardappelen, dus per pol 0.688 K.G.

Bespoten met kalkmelk.

4 rijen, 105 pollen, brachten op 102½ K.G. aardappelen, dus per pol 0.976 K.G.

Bespoten met Bordeauxsche pap.

4 rijen, 83 pollen, brachten op 89 K.G. aardappelen, dus per pol 1.072 K.G.

PERCEEL B.

[Aan de Westzijde stond een pronkboonenhaag, waarachter sparreboomen].

Onbehandeld.

2 rijen, 36 pollen, brachten op 36 K.G. aardappelen, dus per pol 1 K.G.

Bespoten met kalkmelk.

2 rijen, 33 pollen, brachten op $37^1/_2$ K.G. aardappelen, dus per pol 1.136 K.G.

Bespoten met Bordeauxsche pap.

2 rijen, 33 pollen, brachten op $35^1/_2$ K.G. aardappelen, dus per pol 1.075 K.G.

PERCEEL C.

[Geen beschaduwing door boomen in de buurt].

Onbehandeld.

31 pollen, brachten op 44 K.G., dus per pol 1.419 K.G.

Bespoten met kalkmelk.

31 pollen, brachten op $48^1/_2$ K.G., dus per pol 1.564 K.G.

Bespoten met Bordeauxsche pap.

36 pollen, brachten op $51^1/_2$ K.G., dus per pol 1.43 K.G.

PERCEEL D.

[Aan de Zuidzijde stonden vlak naast de aardappelen: boomen en struiken].

Onbehandeld.

25 pollen, brachten op $22^1/_2$ K.G., dus per pol 0.9 K.G.

Bespoten met kalkmelk.

24 pollen, brachten op $20^3/_4$ K.G., dus per pol 0.989 K.G.

Bespoten met Bordeauxsche pap.

34 pollen, brachten op $29^1/_2$ K.G., dus per pol 0.807 K.G.

Men ziet dus, dat *in 't algemeen* de opbrengst der met kalkmelk bespoten veldjes het hoogst was; dat daarop volgde die der met Bordeauxsche pap bespoten veldjes; terwijl die der onbehandelde veldjes bij de opbrengst der behandelde perceelen achterbleef.

De hoogere opbrengst, die de met kalkmelk bespoten veldjes leverden dan de met Bordeauxsche pap bespoten veldjes, valt nog des te meer in het oog, daar op de laatstbedoelde veldjes de planten langer groen bleven,

en in verband daarmee 14 dagen à 3 weken later geoogst werden, derhalve langer tijd hadden om te assimileeren.

Ik veroorloof mij nog de volgende opmerkingen.

Perceel *A*. Aan de Zuidzijde van dit perceel stonden achtereenvolgens: eene rij sparreboomen, daarachter, op eenigen afstand, een pronkboonenheg en daarop volgden twee akkers met hoog opgaande stokboonen. Het daaraan grenzende veldje aardappelen, dat onbehandeld was gebleven, kreeg natuurlijk van die hoog opgaande gewassen de meeste schaduw; het daarop volgende met kalkmelk bespoten veldje kreeg iets minder schaduw; het verst afgelegen veldje kreeg geen of zeer weinig schaduw. Op het eerstbedoelde veldje (onbehandeld) was de opbrengst per pol zeer laag (0.688 K.G.), op het tweede veldje (met kalkmelk bespoten) hooger (0.976 K.G.), op het derde veldje (met Bordeauxsche pap bespoten) het hoogst (1.072 K.G.). Op dit perceel *A* moet de betrekkelijk niet hooge opbrengst zeker worden toegeschreven aan den nadeeligen invloed van de schaduw der hoog opgaande gewassen; en dat de opbrengst van het onbehandelde veldje naar verhouding zoo héél gering was, is stellig daarin gelegen, dat dit veldje vlak bij de veel schaduw gevende hoogopgaande boonen en stokboonen gelegen was. Toch is het opvallend, dat het tweede veldje (met kalkmelk bespoten), hoewel heel wat meer in de schaduw liggend dan het derde veldje (met Bordeauxsche pap bespoten), per pol toch slechts zeer weinig minder opbracht dan dit laatstgenoemde veldje (0.976 tegen 1.072 K.G.).

Perceel *B* werd niet door hooge gewassen beschaduwd. Ongeveer aan de Westzijde stond een pronkboonenheg, waarachter sparreboomen. Voor zoover deze hooge gewassen de zon tijdens haar gang naar 't Westen nog eenigszins beschaduwden, was deze invloed op alle veldjes gelijk. Hier leverde het met kalkmelk bespoten veldje per pol een niet onbelangrijk hoogere opbrengst dan het onbespoten veldje (1.136 K.G. tegen 1 K.G.) en ook dan het met Bordeauxche pap bespoten veldje (1.136 K.G. tegen 1.075 K.G.).

Perceel *C*. Geen beschaduwing van boomen.

De opbrengst was het hoogst waar de planten met kalkmelk waren bespoten (1.564 K.G.); minder waar met Bordeauxsche pap was bespoten (1.43 K.G.); nog weer iets minder waar geen bespuiting was toegepast (1.419 K.G.).

Perceel *D*. Aan de Zuidzijde stond eene ommanteling van veel schaduw werpende boomen en heesters. Daaraan moet zonder twijfel de geringe opbrengst van alle drie veldjes worden geweten. Het meest Oostelijk gelegen veldje, dat niet werd bespoten, lag het gunstigst ten opzichte van het licht; het meest Westelijk gelegen veldje, dat met Bordeauxsche pap werd bespoten, het ongunstigst. De zeer geringe opbrengst van het laatst bedoelde perceeltje (0.867 K.G. per pol) moet stellig daaraan worden toegeschreven. Merkwaardig blijft in elk geval, dat de opbrengst van het gunstigst gelegen veldje, dat niet werd bespoten (0.9 K.G. per pol) dan toch nog niet onbelangrijk minder was dan die van het minder gunstig gelegen perceeltje, dat met kalkmelk werd bespoten (0.989 K.G. per pol). —

Hoewel een tweetal van de door mij gebruikte perceelen nu juist niet gunstig gelegen waren voor de proefneming, meen ik toch, onder inachtneming van het boven meegedeelde, als resultaat van mijne proeven te mogen vaststellen, dat de bespuiting met kalkmelk eene gunstige uitwerking op de opbrengst heeft gehad, die de werking van Bordeauxsche pap niet onbelangrijk overtrof, en zulks niettegenstaande de met laatstbedoelde pap bespoten planten veertien dagen tot drie weken langer groen bleven en zooveel tijd later werden geoogst.

Tenzij men hier zou willen denken aan een specifieke werking van de kalk op de aardappelplant (wat mij voorshands niet waarschijnlijk lijkt), zal men het gunstige resultaat wel moeten toeschrijven aan beschutting, die de op de bladeren klevende opgedroogde kalkmelk tegen het al te intensieve zonlicht opleverde. Immers gedurende den tijd, waarin de krachtige groei der aardappelplanten plaatsgreep, was er belangrijk meer zonneschijn dan gemiddeld in andere jaren 't geval was. Dit blijkt uit de volgende gegevens, die mijn collega Prof. Dr. D. VAN GULIK zoo vriendelijk was, mij te verschaffen.

Volgens de gegevens van het Kon. Ned. Metereologisch Instituut te De Bilt was de duur van den zonneschijn daar, uitgedrukt in procenten van den duur van den zonnedag (d. i. de tijd gedurende welken de zon boven de kim was), vergeleken met den gemiddelden duur daarvan (berekend over een groot aantal jaren) als volgt:

	Gemiddelde duur van den zonneschijn in procenten van den zonnedag. (1918)	Gemiddelde duur van den zonneschijn in proc. van den zonnedag, verdeeld over drie decaden. (1918)			Gemidd. duur van den zonneschijn in proc. van den zonnedag, berekend over vele jaren.
		I.	II.	III.	
Juni	46 %	50 %	39 %	40 %	38 %
Juli	42 %	47 %	46 %	32 %	40 %
Augustus	38 %	38 %	44 %	32 %	39 %
September . . .	39 %	40 %	36 %	40 %	39 %
October	16 %	18 %	7 %	22 %	28 %

Dit zijn gegevens over De Bilt; die voor Wageningen zullen daarvan niet noemenswaard verschillen, daar het weer in ons land in den zomer 1918 overal ongeveer hetzelfde was.

Er werd met kalkmelk gespoten op 21 Juni en 24 Juli; de bladeren waren dus met opgedroogde kalkmelk bedekt op een tijd (einde Juni, Juli, eerste helft van Augustus), dat er bijkans voortdurend aanzienlijk meer zonneschijn was dan in verreweg de meeste jaren het geval was. Na 24 Juli werd niet weer gespoten; langzamerhane verdween grootendeels de kalkbedekking weer van de bladeren en de nieuw gevormde bebladerde takken werden niet bespoten, zoodat in 't laatst van Augustus, in September en begin October, toen de zonneschijn meerendeels beneden het gemiddelde was en voor 't overige zich nauwelijks daar boven verhief, de aardappelplanten zoo goed als geene kalkbedekking meer vertoonden.

Hoewel ik mij wel er voor zal wachten, uit de hier beschreven proef, in een enkel jaar en onder ongunstige omstandigheden gedaan, eene conclusie te trekken, zoo zij het mij toch vergund, er op te wijzen, dat de door mij met kalkmelk verkregen resultaten in overeenstemming zijn met de opvatting, dat in zonnige zomers eenige beschaduwing van het aardappelloof de assimilatie en de vorming en den groei der knollen bij de aardappelplant in de hand werkt.

De bij de bespuiting met Bordeauxsche pap verkregen resultaten zijn met deze opvatting eveneens in overeenstemming. Want ook de veldjes, welke met deze pap waren

bespoten, leverden (met uitzondering van het veldje van perceel D, dat ten opzichte van het licht al uiterst ongunstig gelegen was) een hoogere opbrengst de de niet bespoten veldjes. De beschaduwing van het loof door de opgedroogde Bordeauxsche pap schijnt dus ook gunstig op de opbrengst te hebben gewerkt; behoudens het veldje van perceel *A*, dat gunstiger ten opzichte van de insolatie gelegen was dan de andere veldjes van hetzelfde perceel, was echter de opbrengst van de met Bordeauxsche pap bespoten veldjes geringer dan die van de met kalkmelk bespotene; en zulks niettegenstaande de planten, die met Bordeauxsche pap waren behandeld, 14 dagen tot 3 weken langer bleven doorgroeien. Trouwens de $1^1/_2$ procentige Bordeauxsche pap geeft allicht minder schaduw dan de 2 procentige kalkmelk; en in ieder geval blijft de laatste langer op de bladeren kleven.

Ik ben geneigd, uit de door mij verkregen resultaten de conclusie te trekken, dat de Bordeauxsche pap — afgezien van het nut, dat zij doet bij de bestrijding der door *Phytophthora infestans* veroorzaakte aardappelziekte — in zonnige zomers de opbrengst der aardappelplanten verhoogt doordat zij de beschadiging van het chlorophyll door te intensieve insolatie voorkomt en dientengevolge de assimilatie bevordert. Natuurlijk kan het langer groen blijven van het loof tengevolge van de bespuiting met Bordeauxsche pap óók gunstig op de opbrengst werken; dat was echter in 1918 het geval niet; waarschijnlijk tengevolge van de zeer geringe hoeveelheid zonnige dagen in October (gemiddeld 16% van den duur van den zonnedag, tegen 28% normaal.)

Ik stel mij voor, in 1919 mijne proeven te herhalen, en hoop dat ik in staat zal zijn, dan over een meer geschikt terrein te beschikken: een terrein, waar de vruchtbaarheid van den bodem over de geheele oppervlakte gelijk is, en waar de nabijheid van boomen of andere hoog opgroeiende gewassen niet belemmerend werkt. Ik hoop dan weer gebruik te maken van de voor de aardappelziekte zoo weinig vatbare „Red Star", en hoop proeven te nemen met Bordeauxsche pap van verschillend kalkgehalte, met kalkmelk van verschillende sterkte, en zoo mogelijk met nog andere vloeistoffen, die tot een dunne schaduwgevende laag opdrogen.

Ik hoop dan niet slechts de opbrengst der verschillende veldjes te bepalen, maar ook het zetmeel-gehalte der op die veldjes geoogste aardappelen. Tevens stel ik mij voor, dan gebruik te maken van het mij nu reeds door PROF. VAN GULIK welwillend gedane aanbod, om de stroken van zijn zonneschijn-autogtaaf, door welk toestel de werkelijke uren van zonneschijn per dag te Wageningen worden bepaald, te mijner beschikking te stellen.

Aan het slot van dit artikel wil ik nog melding maken van eene reeds door CRANDALL opgedane ondervinding, welke ik echter niet in zijn oorspronkelijk artikel (in Bulletin 135 van het Experiment Station van Illinois) kan nalezen, zoodat ik mij moet bepalen tot den vermelding van wat HOLLRUNG in den 2en druk van zijn werk „Die Mittel zur Bekämpfung de Pflanzenkrantheiten" (blz. 139) daarover refereert. In dit referaat van HOLLRUNG lees ik over beschadiging aan de bladeren, welke CRANDALL toeschrijft aan de werking van de Bordeauxsche pap. „Kalkmelk alléén op de bladeren gebracht — zoo vervolgt HOLLRUNG — is niet alleen onschadelijk, maar werkt zelfs nuttig". Ik hoop later in de gelegenheid te zijn, het artikel van CRANDALL nader te bestudeeren, en bij het verslag van mijne voortgezette proefnemingen in 1916 erop terug te komen.

Wageningen, Januari 1919. J. RITZEMA BOS.

REFERATEN.

AUTOREFERAAT VAN EEN VERHANDELING IN HET TIJDSCHRIFT „RECUEIL DES TRAVAUX CHIMIQUES DES PAYS-BAS ET DE LA BELGIQUE", BAND 37, PAG. 205—240 (1918), GETITELD: „SUR LE MÉCANISME DE LA FORMATION DE LA BENZOPHÉNONE D'APRÈS FRIEDEL ET CRAFTS."

Vroeger werden de resultaten medegedeeld van dynamische onderzoekingen betreffende de vorming van verschillende aromatische sulfonen in benzol-oplossing (Recueil **33,** 146 en 244, ibid. **35,** 109). Later werd dezelfde reactie bestudeerd met het benzolsulfonchloride zelf als oplosmiddel (Recueil **35,** 166). In het laatste geval werd een abnormaal verloop van de reactie geconstateerd, dat niet opgehelderd kon worden. Om nu gegevens bij analoge reacties te verkrijgen, werden kinetische onderzoekingen verricht betreffende de vorming van benzophenon volgens FRIEDEL-CRAFTS. De volgende reacties werden bestudeerd:

1o. de inwerking van benzoylchloride op benzol in tegenwoordigheid van $AlCl_3$, in benzol-oplossing.

2o. de inwerking van benzoylbromide op benzol in tegenwoordigheid van $AlBr_3$ in benzol-oplossing;

en 3o. de voorafgaande reactie in zwavelkoolstof-oplossing.

Bovendien werden cryoscopische en ebullioscopische bepalingen verricht, die het geven van een bevredigende interpretatie van de waargenomen verschijnselen mogelijk maakten. De verklaring is niet met een enkel woord weer te geven, zoodat naar het oorspronkelijke stuk verwezen zij.

S. C. J. OLIVIER.

AUTOREFERAAT VAN EEN VERHANDELING IN HET TIJDSCHRIFT „RECUEIL DES TRAVAUX CHIMIQUES DES PAYS-BAS ET DE LA BELGIQUE", BAND 37, PAG. 241—244 (1918), GETITELD: „SUR UNE RÉACTION DES COMPOSÉS AROMATIQUES NITRÉS".

De verbinding $m\text{-}C_6H_4 \begin{matrix} NO_2 \\ SO_2Cl \end{matrix} \cdot AlCl_3$, zelf kleurloos, lost in benzol op met een intensief oranje-roode kleur; door water wordt ze gesplitst en verdwijnt de kleur weer. Deze reactie bleek algemeen te gelden voor aromatische nitro-verbindingen, waarbij $AlCl_3$ veelal met voordeel te vervangen is door het in benzol goed oplosbare $AlBr_3$. Onderzocht werden: nitrobenzol, p-nitrobenzamide, p-nitraniline, m-nitrobenzoëzuur, het bariumzout van dit zuur, m-nitrobenzolsulfonchloride, m-nitrodiphenylsulfon, o-nitrophenol, o-nitrobenzoëzuur, het natriumzout van dit zuur, m-dinitrobenzol, pikrinezuur.

m-Nitrodiphenylsulfon geeft de verkleuring alleen bij inbrenging

van een tweede molecuul $AlBr_3$, hetgeen hierdoor verklaard wordt, dat het eerste molecuul zich met de SO_2 groep bindt, het tweede met de nitrogroep.

Daarentegen geeft bij m-nitrobenzolsulfochloride het eerste molecuul $AlCl_3$ reeds de kleuring en bindt zich dus aan de nitro-groep. Men kan daaruit de conclusie trekken, dat aluminiumhalogenide zich gemakkelijker met een sulfon verbindt dan met een sulfochloride, hetgeen vroeger reeds langs geheel anderen weg geconstateerd werd.

Terwijl bij het m-nitrodiphenylsulfon dus meer dan 1 molecuul $AlBr_3$ noodig is voor de reactie, is in andere gevallen (bij o-nitroverbindingen) het gebruik van een geringe hoeveelheid noodzakelijk.

Zonder oplosmiddel of in zwavelkoolstof treedt in het meerendeel der gevallen de karakteristieke kleurreactie niet op.

S. C. J. Olivier.

Autoreferaat van een verhandeling in het tijdschrift „Recueil des travaux chimiques des Pays-Bas et de la Belgique", band 37, pag. 307—314 (1918), getiteld: „Sur l'acide chlorobenzène disulfonique symétrique et quelques-uns de ses dérivés".

De chloorbenzoldisulfonzuren zijn tot dusver nog niet beschreven. Er bestaat alleen een Duitsch patent (van de Farbwerke vorm. Meister Lucius & Brüning in Höchst a. M.) ter bereiding van een chloorbenzoldisulfonzuur, een belangrijke grondstof voor de bereiding van tusschenproducten in de kleurstoffen-industrie. Volgens dit patent doen zich moeilijkheden voor, wanneer men een tweede groep SO_3H in p-chloorbenzolsulfonzuur wil invoeren en het is daarom, dat wordt uitgegaan van het chloride van bovengenoemd zuur, hetwelk dan verwarmd wordt met zwavelzuur. Omtrent de structuur van het ontstane disulfonzuur wordt niets vermeld.

Het bleek mij nu, dat men gemakkelijk een chloorbenzoldisulfonzuur kan verkrijgen met een rendement van ongeveer 50 pct., wanneer men b.v. 1 volume chloorbenzol in 5 volumina rookend zwavelzuur (20 pct. SO_3) oplost en dan gedurende ongeveer 6 uren op 300° verhit.

Daar Cl een nieuwen substituent naar de para-positie (en ortho) richt en de groep SO_3H een nieuwen substituent naar meta, heeft men hier dus te verwachten een zuur van de constitutie $Cl : SO_3H : SO_3H = 1 : 2 : 4$. Er bleek echter, dat het hoofdproduct bij de sulfoneering van p-chloorbenzolsulfonzuur de symmetrische structuur heeft. Waarschijnlijk vormt zich dus eerst de verbinding 1, 2, 4 (Cl op 1), welke dan, onder invloed van de zeer hooge temperatuur, waarbij gewerkt moet worden, in den symmetrischen, meer stabielen vorm wordt omgezet.

Van het verkregen zuur worden verschillende derivaten beschreven.

S. C. J. Olivier.